

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

10

ОКТАБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1966

ЛЕНИНГРАД

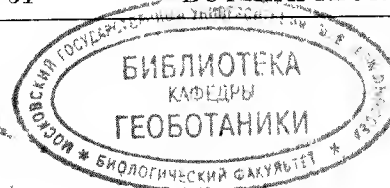
РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Почетный президент Всесоюзного ботанического общества акад. В. Н. Сукачев, Е. Г. Бобров, П. А. Генкель, М. М. Голлербах, действ. член ВАСХНИЛ П. М. Жуковский, О. В. Заленский, М. М. Ильин, Л. В. Кудряшев, М. В. Культасов, чл.-корр. АН СССР В. Ф. Купревич (главный редактор), чл.-корр. АН СССР Е. М. Лавренко, Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин (секретарь), С. Ю. Липшиц, Т. А. Работнов (зам. главного редактора), В. И. Разумов, Л. Е. Родин, В. П. Савич, С. Я. Соколов, чл.-корр. АН СССР В. Б. Сочава, В. В. Суворов, чл.-корр. АН СССР А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров (зам. главного редактора), А. И. Толмачев, действ. член АН БССР Н. В. Турбин, С. Н. Тюремнов, Ан. А. Федоров, А. А. Юнатов, М. С. Яковлев (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

Honorary President of the Botanical Society of the U.S.S.R. acad. V. N. Sukachev, E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, P. A. Henckel, M. M. Hollerbach, M. M. Iljin, L. V. Kudryashov, M. V. Kultasov, V. F. Kuprevicz (Editor-in-Chief), E. M. Lavrenko, D. V. Lebedev, G. G. Levin (Secretary), S. J. Lipschitz, T. A. Rabotnov (Associate Editor), V. I. Razumov, L. E. Rodin, V. P. Savicz, V. B. Soczava, S. Y. Sokolov, V. V. Suvorov, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov (Associate Editor), S. N. Tiuremnov, A. I. Tolmachev, N. V. Turbin, M. S. Yakovlev (Associate Editor), A. A. Yunatov, O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky.

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»



УДК 100.61 : 58,58.006

П. Н. Овчинников

ЕДИНСТВО БОТАНИЧЕСКОЙ НАУКИ
И ПРОБЛЕМА БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ¹

(Получено 18 IV 1966)

P. N. OVCHINNIKOV. THE UNITY OF BOTANICAL SCIENCE AND THE PROBLEM OF BOTANIC GARDENS

Несмотря на крупнейшие достижения советской науки, в некоторых ее отраслях, в частности в биологии, не преодолено известное отставание. Одной из причин такого отставания является возросшая специализация, затрудняющая обозрение всего естествознания в целом, и иногда утилитарный подход к некоторым важным теоретическим проблемам, в результате чего возникает потеря органической преемственности между новыми и старыми, классическими, разделами науки. К этому присоединяются неполадки в области организации и координации, вызывающие искусственное разобщение близких научных направлений. Еще неполностью изжита недооценка некоторых научных дисциплин из того большого комплекса наук, которые иногда некритически обозначаются как «описательные». Сюда относят такие области ботаники, как систематика, флористика, морфология, ботаническая география, геоботаника.

Обращаясь к предмету нашей статьи, следует прежде всего отметить неправильную, с нашей точки зрения, оценку деятельности и задач ботанических садов. Под влиянием проводимой Академией наук СССР координации они не только теряют органическую связь с теоретической ботаникой, но и постепенно отходят от ботанических институтов, занимаясь проблемами озеленения, декоративного садоводства, растениеводства и т. д. Безответственное отношение, какое проявляется иногда к фундаментальным ботаническим наукам, отражается на состоянии исследовательских работ в этих областях ботаники, порождает искусственные трудности. Особенно ярко это сказалось в организации и координации работ по интродукции и акклиматизации растений, проводимых ботаническими учреждениями Академии наук СССР и республиканских академий. На основе противопоставления ботанике этого древнего искусства выращивания, акклиматизации иноземных растений, преподносимого в качестве новой экспериментальной науки, научные проблемные советы, созданные при АН СССР (Совет ботанических садов СССР и Совет по интродукции и акклиматизации растений) практически пытаются осуществить реорганизацию ботанических учреждений. Руководители этих советов, акад. Н. В. Цицин и В. П. Доброхвалов, в опубликованной ими статье (1964), ниже подробно рассматриваемой нами, делают попытку теоретиче-

¹ Статья П. Н. Овчинникова была доложена на сессии научного совета «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира» в декабре 1965 г. Печатается в порядке обсуждения.

Редакция

ского обоснования этой реорганизации. В настоящее время мы поставлены перед беспрецедентным в истории ботаники фактом, когда ботанические сады, всегда бывшие ее выражением и оплотом, начали выделяться в особую ассоциацию учреждений, противопоставляемую в первую очередь ботаническим институтам. Опираясь на централизованную координацию, Н. В. Цицин и В. П. Доброхвалов предлагают все учреждения, называемые ботаническими садами, изъять из ботанических институтов, университетов, сельскохозяйственных, лесных, медицинских вузов, из министерств сельского хозяйства, здравоохранения, из горсоветов и т. д. и на основе этого провести работу по созданию «единой» государственной сети ботанических садов¹.

Не ограничиваясь этим, Н. В. Цицин и В. П. Доброхвалов предлагают, с одной стороны, передать в эту же сеть все заповедники, тщательно разработав структуру такой субординации, которую возглавит Главный ботанический сад АН СССР, с другой — организовать еще до трех десятков новых ботанических садов. В настоящее время в организации ботанических учреждений, по крайней мере в системе АН СССР и республиканских академий, создалась такая двойственность, которая принесла уже много вреда. Искусственное противопоставление имеющихся кадров и учреждений распыляет силы, внимание, средства, отвлекая их на второстепенные отраслевые работы.

Одним из первых аргументов Н. В. Цицина и В. П. Доброхвалова является положение о том, что «классическая» ботаника в свете достижений, связанных с развитием физики, математики, генетики, оказалась устаревшей и даже исчерпавшей свои познавательные возможности. Поэтому свои рассуждения авторы начинают с утверждения, что в настоящее время более глубокое изучение растительных ресурсов возможно только на основе новой, экспериментальной ботаники. Казалось бы, что под влиянием успехов современного естествознания, следовало бы поставить вопрос о совершенствовании методов ботаники, о переоценке устаревших положений и об обогащении «классической» ботаники новыми принципами. Однако Цицин и Доброхвалов просто заявляют: «Сейчас можно смело сказать, что век описательной ботаники, обеспечивший нас знанием величайшего разнообразия растительных видов и форм (и в этом его огромная заслуга перед наукой) кончился; наступил век ботаники экспериментальной. Главным предметом ее как науки является углубленное изучение природы растения в целях его максимального практического использования» (стр. 3).

Можно ли согласиться с тем, что описательная ботаника уже выполнила свою историческую миссию, завершила познание «величайшего разнообразия растительных видов и форм» и в дальнейшем, будучи неспособной к углубленному изучению «природы растения в целях его максимального . . . использования», должна уступить место экспериментальной ботанике? Затем, можно ли говорить вообще об «описательных» науках, в частности о ботанике, якобы избегающих в своих исследованиях опыта, эксперимента?

Несмотря на бесспорно большие успехи как мировой, так и отечественной ботаники в области систематики и флористики, мы еще далеки от достаточно полного познания флоры не только на уровне видов, но даже и родов. До сих пор не написана флора нашей планеты. Нет ни одной работы, которая бы достаточно критически характеризовала флору хотя бы одного обширного континента. В настоящее время вышел только один том «Флоры Европы», сочинения несомненно замечательного, но в большой мере конспективного. Несмотря на завершение в 1965 г. «Флоры СССР», что является немалым событием в науке, еще много предстоит сделать по изучению видового состава нашей отечественной растительности. До сегодняшнего дня не только выявляются новые виды в результате критического пересмотра старых обработок, но и делаются удивительные находки новых видов и даже родов. Что же касается внутривидового разнообразия, хотя бы на уровне подвидов, то в этом отношении мы стоим

только в начале исследовательского пути. По существу говоря, мы не имеем почти ни одной завершенной монографии, в которой для видов того или иного рода был выявлен хотя бы основной спектр внутривидовой наследственной изменчивости. Только для культурных растений, да и то далеко не для всех, благодаря коллективной работе многих исследователей и прежде всего Н. И. Вавилова, мы можем сказать, что ботаники заглянули в великое, но вполне исчислимое множество внутривидовых форм, а значение выделения этих форм прежде всего для селекции и растениеводства трудно переоценить. Таким образом, утверждение Цицина и Доброхвалова об исчерпанности познания всего мирового разнообразия видов и форм растений совершенно неосновательно и, кроме того, вредно по своим последствиям, так как оно ложно информирует общественность о флористической изученности планеты в целом и ее отдельных регионов.

Флористам и систематикам, труд которых является необходимой основой для всех отраслей ботаники и естествознания в целом, предстоит еще огромный круг работ, касающихся таксономии, географии, экологии, а также происхождения и эволюции растительного мира.

Далее Цицин и Доброхвалов призывают к углубленному изучению растительных ресурсов на основе новой экспериментальной ботаники, довольно небрежно замечая, что нельзя ограничиться установлением одного названия, систематического положения и ареала вида. Однако, современная ботаника располагает исчерпывающими данными по изученным ею и, тем более, по интродуцированным, представителям растительного царства. Кроме того, они ни словом не обмолвились об экономической ботанике, или о ботаническом ресурсоведении, создавая ложное впечатление, что изучение флоры Земли сводится лишь к ее флористическому и систематическому анализу. На самом же деле современная ботаника как наука, вооруженная разнообразными методами, в том числе и физико-химическими, разносторонне изучает видовой и формовой состав растительного покрова Земли, что имеет важное значение не только для теории, но и для практики, — методами «классической» ботаники осуществляется выявление новых ценных растений для сельского хозяйства, промышленности и медицины. Ресурсоведческие исследования проводятся в СССР как в центральном ботаническом учреждении — Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, — так и почти во всех ботанических институтах республиканских академий. Ресурсоведение является комплексным направлением, основывающимся на всех методах исследования, включая опытные и производственные испытания новых растений.¹ Такая забывчивость авторов не случайна, так как ботанические сады (за исключением тех, которые являются отделами институтов ботаники) занимаются обычно работами по декоративному садоводству и озеленению, но не ресурсоведением. Ботаническое же ресурсоведение, отражающее на каждый данный момент современное состояние интродукции растений, занимается более широким кругом вопросов и разрабатывается ботаническими институтами. Тут полезно напомнить, какое большое значение придавали изучению дикой флоры в целях использования ее в практическом растениеводстве такие корифеи науки, как И. В. Мичурин и Н. И. Вавилов.

Обратимся к рассмотрению основного тезиса Цицина и Доброхвалова об описательном характере почти всей современной ботаники. Помимо систематики, флористики, геоботаники, морфологии, они причисляют сюда (не называя их) ряд «других научных дисциплин» (стр. 3). Надо отметить, что в свое время после выхода в свет в 1859 г. «Происхождения видов» Ч. Дарвина, в печати появилась целая серия критических выступлений, направленных против так называемых «морфологических основ» теории Дарвина. Известный немецкий ученый К. Негели (Nägeli, 1884)

¹ Например, в Таджикистане Ботаническим институтом АН ТаджССР на десятках и сотнях гектаров проводятся испытания интродуцируемых кормовых, технических, лесных плодовых растений, а также лесных пород из иноземной и местной флоры (Овчинников, 1951; Прокофьев, 1959; Синьковский, 1963; Запрягаева, 1964, и др.).

обрушился на Дарвина за то, что тот, не будучи физиологом, решает кардинальные вопросы происхождения и эволюции органического мира. Таким морфологическим дисциплинам, как зоология, сравнительная анатомия, гистология, ботаническая морфология, систематика, палеонтология и др., послужившим основой для теории Дарвина, Негели приписывал лишь вспомогательное, второстепенное значение. Из того, что слесари, жестянщики, столяры, стекольщики, маляры и кровельщики необходимы при постройке дома не следует, однако, что каждый из них может составить его план и самолично возвести здание. Такова, по мнению Негели, и роль этих наук. Однако надо отдать справедливость Негели, что в отличие от его современных эпигонов он все же признавал необходимость указанных наук. Несостоятельность подобных нападок на ботанику и зоологию была еще в прошлом веке прекрасно показана Н. А. Холодовским (1888, — цит. по изд. 1923 г.).

Провозглашая окончание века описательной ботаники, Цицин и Доброхвалов делают некоторую «уступку», они пишут: «... мы вовсе не хотим умалить значение систематики, флористики, геоботаники, морфологии и других научных дисциплин, до сих пор составлявших основу классической ботаники (подчеркнуто мною, — П. О). Мы лишь хотим подчеркнуть, что место, роль, интенсивность развития той или иной науки определяются не субъективными пожеланиями людей, а объективным процессом общественного развития, всей логикой непрерывно прогрессирующего познания окружающего нас мира» (стр. 3).

Цицин и Доброхвалов считают, что некоторый круг вопросов останется на долю «описательной ботаники» и будет еще долгое время занимать внимание ученых; сюда относятся, например, описание новых видов, уточнение таксонов и написание флор, проведение геоботанических исследований и т. д., так как «во всяком случае, в настоящее время наука существенно нуждается во всех этих знаниях» (стр. 4). Но не эти направления науки, представляется им, будут определять генеральный путь развития современной биологии, а вопросы эволюции и происхождения растений, выяснение причин видо- и формообразования. Здесь наши критики явно вступают на путь субъективных суждений. В самом деле, вряд ли кто-либо из современных ботаников усомнится в том, что эти теоретические проблемы как раз и решаются «описательными» науками — систематикой, ботанической географией, флорогенетикой, фитоценологией, морфологией, палеоботаникой. Все что составляет основное содержание перечисленных отраслей ботаники, Цицин и Доброхвалов механически переадресовывают на счет «экспериментальных наук». Однако эволюция органического мира в целом и его отдельных групп относится к разряду фундаментальных общебиологических проблем. В ее решении участвуют все отрасли современной биологии при направляющем значении систематики.

«Если бы Ламарк и Дарвин не были систематиками, — писал в свое время академик Л. С. Берг, — если бы первый не написал своей „Флоры Франции“, а второй своей монографии усонюгих, то мы не имели бы ни „Философии зоологии“, ни „Происхождения видов“. Кто не занимался систематикой, — подчеркивал он, — тот не может и не должен заниматься проблемой вида» (Берг, 1921 : 3). Конечно, при всей категоричности этого утверждения, которое представляется несколько преувеличенным, несомненно одно, что без систематики невозможно познание ни происхождения и эволюции, ни закономерностей дифференциации организмов. Любые эксперименты теряют свое научное значение без точного знания систематической принадлежности вида и его составляющих. Блестящий пример применения систематики, морфологии, ботанической географии и их методов для выяснения происхождения культурных растений, а также для их интродукции представляют собой труды акад. Н. И. Вавилова. Примером же игнорирования этих наук (что привело к воскрешению средневековых «теорий» видопретворения) являются работы акад. Т. Д. Лысенко.

Н. В. Тимофеев-Ресовский (1965б) обратил самое серьезное внимание на упадок систематики в нашей стране, в то время как для развития современной эволюционной теории она абсолютно необходима. «Надо разрабатывать новые методы систематики, как морфологические (например, коэффициенты дивергенции и конвергенции...), так и биогеографические... и, в особенности, укреплять связи систематики с экологией, биогеографией, биоценологией, генетикой, цитологией и рядом разделов физиологии для расширения поля деятельности и дальнейшего развития современной эволюционной теории» (Тимофеев-Ресовский, 1965б : 21). Разделение ботаники на описательную и экспериментальную не правомерно и не может быть принято.¹ Цицин и Доброхвалов понимают эксперимент слишком узко, субъективно, а не как один из методов научного познания, который, так же как и все другие методы науки, появился уже на первом этапе истории современного естествознания. Сам по себе эксперимент в отрыве от других методов научного познания не может служить гарантией точности, и, наоборот, наука, основывающаяся на одном наблюдении и сравнительном анализе и синтезе, может и без эксперимента (в узком смысле) открывать новые факты и закономерности. Эксперимент надо понимать шире — как подтверждение опытом, общественной практикой, теоретических выводов. Как видно из истории естествознания, все его основные положения рано или поздно проверяются практикой. Во всех областях естествознания в той или иной степени используется экспериментальный метод. Однако науки отличаются друг от друга не только методами научного познания, а прежде всего тем, что они изучают разные стороны объективного, реального, в данном случае растительного мира. Можно, конечно, подчеркнуть эти науки и, следуя за Цициным и Доброхваловым, объявить их закончившими свою миссию и даже прикрыть учреждения, их представляющие, но от этого в природе ничего не изменится, не исчезнут реальные факты состава, строения, жизни, истории растительного мира. Единственно, что произойдет после такой операции, это — оскудение науки и наших представлений о природе.

Ботаника в целом родилась из практического опыта. В этом смысле она вся является экспериментальной, а не только в тех случаях, когда речь идет о работе ботанических садов. Поэтому утверждение, что «с самого начала своей деятельности ботанические сады стали на путь экспериментальной ботаники» (стр. 5) с полным правом можно относить ко всей ботанике. Но говорить об экспериментальной ботанике и вообще о ботанике, как о науке уже в V—VI веках, когда появились так называемые монастырские сады, конечно, нельзя. Развитие ботаники как науки относится к эпохе Возрождения, с которой и было связано и появление первых ботанических учреждений — ботанических садов, появившихся сначала в Италии (в Салерно в 1309 г., в Венеции в 1333 г., в Падуе в 1545 г. и т. д.). В это время никакой дифференциации ботаники на два особых направления не было (Sachs, 1875).

Абсолютизируя эксперимент, Цицин и Доброхвалов в то же время совершенно произвольно трактуют описательный метод как «созерцательное», пассивное отношение к природе. Истинная наука, заявляют они, та, которая вмешивается в природу, изменяет, переделывает, преобразует ее. Однако науки сами по себе, в том числе и ботаника как часть естествознания, не могут быть ни созерцательными, ни пассивными. Систематика, морфология, ботаническая география, как и физиология и биохимия, изучают объективную действительность, и все они в равной мере могут

¹ Попутно следует остановиться на произвольном толковании понятия «описательной» систематики. Насколько нам известно, Гичкок (Hitchcock, 1925), введший этот термин, относил его только к той части таксономии, которая занята описанием видов и их распределением в группы (descriptive systematic botany). Таким образом, это название относится к методической части этой науки (установление систематических градаций, техника описания и определения растений, содержание гербария и т. д. и т. д.). Отождествление с этим понятием всей систематики лишено малейшего основания.

быть и описательными, и эмпирическими. Совершенство наших методов познания, постепенно изменяющихся, проверяется тем, насколько наши заключения адекватны природе. Но это не означает, что любой опыт и любая практика, взятые только сами по себе, обеспечивают правильность нашего научного познания; последняя достигается лишь при непременном использовании всех остальных методов научного познания и мышления. Пользуясь только опытом, абсолютизируя его, пренебрегая научным мышлением, естествоиспытатель, как показывал Энгельс, может стать жертвой идеалистической философии и даже самой настоящей мистики (Энгельс, 1961б).

Все сказанное нами определяет недопустимость упрощенного представления о научном познании. История ботаники — это сложный процесс, это не просто смена одних, в данном случае «описательных», наук другими — экспериментальными. Цицин же и Доброхвалов, как видно, понимают историю естествознания односторонне и упрощенно. Относительную ценность той или иной науки, определяемую общественными запросами, они пытаются представить как абсолютную ценность, хотя в этом отношении все науки о природе равноценны и одинаково незаменимы.

В эпоху Возрождения происходило накопление и описание колоссального фактического материала, еще не объединенного общей идеей; наука в это время была подчинена принципу утилитаризма и не была дифференцирована на отдельные отрасли. Эта эпоха первоначального накопления научных фактов нашла свое относительное завершение только в работах Ньютона и Линнея, что отмечал Энгельс (1961б). В этот период наука была в равной мере как описательной, так и экспериментальной. Описания растений, приводимые в знаменитых «травниках», не были высосаны из пальца, а вытекали из наблюдений над живыми растениями, в том числе и над полученными в результате культуры в садах. Следует отметить, что гербаризация как метод появилась значительно позднее. В это время впервые наметились будущие физиологические и морфологические дисциплины. «Праотцы» описательного направления в ботанике, например Андреас Цезальпин, могут одновременно рассматриваться и как первые физиологи растений (Sachs, 1875). Для начального периода естествознания было характерно теологическое, метафизическое представление о живой природе. Несмотря на это, Линнея можно рассматривать не только как основателя описательной ботаники, систематики, но и как первого исследователя, сознательно применявшего эксперимент в чисто систематических целях. Сюда относятся его опыты по полиморфным и устойчивым видам, по выяснению значения отдаленной гибридизации, на основании которой он уже делал уступку эволюционизму, допуская возникновение новых видов гибридным путем.

Одним из важнейших обобщений, сделанных Линнеем, являлось установление твердого понятия о виде, без которого, писал Энгельс, «... вся наука превращалась в ничто. Все ее отрасли нуждались в понятии вида в качестве основы: чем были бы без понятия вида анатомия человека, и сравнительная анатомия, эмбриология, зоология, палеонтология, ботаника и т. д.» (Энгельс, 1961б, стр. 535—536).

Представление Линнея о виде, без которого была невозможна систематизация материала, было подтверждено не только наблюдением, но и опытом, доказавшим устойчивость видов. В то же время оно было метафизически абсолютизировано им в известном теологическом афоризме. Таким образом, одно из устойчивых метафизических заблуждений науки додарвиновского периода покоилось на эксперименте. Систематика как строгая наука, обоснованная Линнеем, техника изучения и описания видов, искусственная система определили собою развитие ботаники как самостоятельной науки, а вместе с нею и развитие ботанических садов. Поэтому Линней был не только создателем Упсальского ботанического сада, который до него, по его словам, «не был достойным даже упоминания» (Бобров, 1957б), но в научном отношении и всех главнейших ботанических садов своего времени.

Таким образом, вопреки представлениям Цицина и Доброхвалова, научная история ботанических садов связана с «описательной» ботаникой, которая как наука была основана и на наблюдении, и на эксперименте. Известно, что создание естественной системы растительного царства является прямой задачей систематики. Вместе с тем известно также, что первая естественная система, обнародованная в 1789 г. Антуаном Лораном де Жюсье, по образному выражению К. А. Тимирязева, родилась «... не в пыли библиотек, на страницах латинских фолиантов, не между сухими листьями какого-нибудь „Hortus siccus“, а... на грядках Трианонского сада» (Тимирязев, 1922 : 11) в Париже, которые разбил в 1759 г. Бернар де Жюсье. Значение этой системы для развития ботаники было таким же, как значение работ Лавуазье для химии, и она явилась одним из подготовительных этапов эволюционной теории.

После Линнея и Антуана Лорана де Жюсье развитие систематики, морфологии, физиологии и других направлений ботаники постоянно сопровождалось простейшей формой эксперимента, какой является испытание растений в культуре. Поэтому не совсем права М. А. Розанова, утверждающая, что после Линнея систематика вступила «в фазу собирания дальнейшего систематического материала и вместе с тем попыток перестраивания систем» и что этот период продолжался до половины XIX в., когда появились экспериментальные исследования Жордана и отчасти Гоффмана (Розанова, 1930 : 55—56). Во всех ботанических садах мира изучение растений проводилось не только в природе и в гербарии, но и в условиях опытной культуры. Для более быстрого эффективного изучения мирового разнообразия флоры метод культуры оказался совершенно недостаточен. Вот почему после Линнея все большее и большее значение получил метод изучения растений в гербарии, по «сухим» моделям реальных флор. Он оказался быстрым, эффективным и достаточно точным для указанных целей; этим объяснялось его преобладающее развитие. К тому же метод создания моделей, или гербарный метод, являясь мощным дополнением к наблюдениям в природе и в саду, позволил широко привлекать к изучению флоры земного шара не только специалистов-ботаников, а также географов, путешественников и т. д. Однако все выдающиеся представители ботаники этого времени, конечно, совмещали наблюдения в природе и лабораторную обработку гербарных образцов с прямыми опытами по культуре растений. Тормозящим фактором являлся не описательный характер наук, а метафизический догмат о постоянстве и неизменности видов, ограничивающий возможности науки и ее методов.

В противовес Цицину и Доброхвалову, впадшим в своеобразный нигилизм, можно сказать, что «новая биология», в том числе «новая систематика», «новая морфология», «новая биогеография» и т. д. стали развиваться только после крушения метафизического мировоззрения в науке по мере освоения и конкретизации принципов эволюционизма. Это крушение метафизики было подготовлено, как писал Энгельс (1961а, 1961б), развитием сравнительной анатомии и эмбриологии, палеонтологии, органической химии, ботаники и окончательно завершено Дарвином, создавшим материалистическую теорию эволюции живой природы.

«Значит, — писал К. А. Тимирязев, — ни морфология, со своим блестящим и плодотворным сравнительным методом, ни физиология, со своим еще более могущественным экспериментальным методом, не покрывают всей области биологии, не исчерпывают ее задач; и та, и другая ищут дополнения в методе историческом» (Тимирязев, 1943 : 38).

Этим «дополнением» явилась теория Дарвина, которую приветствовали К. Маркс и Ф. Энгельс как одну из величайших революций в естествознании. Она положила начало современному этапу в биологии, продолжающемуся до настоящего времени.

Победа дарвинизма изменила весь дух, все мировоззрение естествоиспытателей, и не устранив классические науки, — систематику, морфологию, а буквально революционизировав их, вместе с тем пробудила к жизни новые

отрасли науки (филогенетику, флорогенетику, экологию, биоценологию, генетику и др.). Эволюционная теория показала необходимую связь всех биологических дисциплин, изучающих разные стороны единого исторического процесса. Она положила навсегда границу между старым, метафизическим, периодом в науке и новым, генетическим, историческим, переместив науку — систематику, морфологию, биогеографию — «из области описательной в область объяснительную» (Тимирязев, 1943 : 163). Все методы научного познания получили новый смысл, расширив сферу своего применения. Прежде всего это касалось проблемы вида. Требовалось не просто отбросить факт устойчивости видов или утвердить их абсолютное непостоянство, противоречащее опыту и в свое время опровергнутое Линнеем (Бобров, 19576), а показать, как виды происходят и развиваются, т. е. доказать наличие исторического процесса в биологических явлениях.

Дарвин, опиравшийся на все биологические науки и на все их методы, включая использование сельскохозяйственной практики, может с полным правом рассматриваться как родоначальник нового направления во всех классических науках.

Дарвин не только открыл генетическую неоднородность видов, раскрывающуюся в процессе их развития и расселения, но и доказал ее абсолютную необходимость для проявления закона естественного отбора, для эволюции. Исследования в области систематики, морфологии, физиологии, эволюции конкретных групп животных и растений получили новый смысл и содержание. Сам вид отныне уже предстал не как эталон абсолютного постоянства многообразия живой природы, но как этап биологической истории.

Под влиянием теории Дарвина экспериментальный метод проник почти во все области ботаники, до систематики и морфологии включительно. Поставленная Дарвином проблема вида как сложного генетического самодифференцирующегося комплекса заполнила собою внимание систематиков и генетиков, как тех, кто видел в этом дальнейшее развитие и углубление его теории, так и тех, кто, опираясь на константность внутривидовых форм, пытался его ниспровергнуть. Вот почему мы не можем согласиться с встречающимся утверждением, что не Дарвин, а Жордан, или кто-либо другой из систематиков или генетиков является родоначальником новой систематики, основанной на изучении внутривидовой дифференциации (Розанова, 1930, 1946). Это новое представление о виде послужило основой для работ акад. Н. И. Вавилова и его школы по интродукции, акклиматизации и дифференциальной систематике культурных растений. Неужели Цицину и Доброхвалову это осталось неизвестным?

Систематика является основной наукой, изучающей все конкретное многообразие органического мира. Без нее невозможно согласование данных любых наук, изучающих растительный мир. В круг изучаемых ею проблем входят как текущий процесс эволюции, выражающийся во внутривидовой дифференциации («микроэволюция»), так и общая эволюция крупных таксонов («макроэволюция»), без которых невозможно установление филогенетического родства. При изучении проблем макроэволюции, измеряемой десятками и сотнями миллионов лет, конечно, эксперимент невозможен (Комаров, 1902). Наоборот, при изучении микроэволюции, охватывающей текущую внутривидовую изменчивость, не только возможен, но в ряде случаев совершенно необходим эксперимент.

Эксперимент (особенно в узком понимании его Цициным и Доброхваловым) не является единственным мерилом точности познания. В некоторых дисциплинах (палеоботаника, флористика и т. д.) он невозможен и нерентабелен, отчего, однако, достоверность познания объективной действительности не уменьшается. Точность исследований зависит здесь в большей мере от методов и техники научного анализа, сравнения и описания (оптика, спектроскопия, определение абсолютного возраста, сравнительное изучение гербарных образцов и т. д.). В то же время в других

ботанических науках (помимо систематики), попавших также в категорию «описательных», имеет место и эксперимент.

В морфологии растений, непосредственно связанной с систематикой, эксперимент сопровождает все изучение форм растений как в природных условиях, так и при их производственном освоении. К. А. Тимирязев глубоко оценил выдающееся значение морфологии прежде всего для познания эволюции растительного мира. В 90-х годах прошлого столетия он одним из первых предложил даже выделить особое направление экспериментальной морфологии. Это направление, связавшее морфологию с физиологией, делало ее наряду с систематикой важнейшей ботанической наукой. Можно привести десятки крупных исследований зарубежных и наших морфологов, широко применявших эксперименты в решении морфологических вопросов. Ныне морфология становится не только все более и более экологической и экспериментальной, но и исторической, генетической наукой (Тимирязев, 1943; Серебряков, 1952; Синнот, 1963; Имс, 1964, и др.). Современные успехи в области молекулярной биологии и генетики не снимают проблем морфологии. Наоборот, ее значение все больше и больше расширяется; в частности, расширяется значение таких ее разделов, как эмбриология, для понимания внутриклеточных структур с позиции не только онтогенеза, но и филогенеза. Э. Синнот (1963 : 511) отмечает, что «... морфогенез — наука о возникновении формы — занимает центральное положение в биологии».

Н. В. Цицин и В. П. Доброхвалов относят к «описательным» наукам также ботаническую географию, обрекая ее на постепенную деградацию. Они не видят особой миссии этой науки в познании растительного покрова и флоры Земли, не видят только потому, что просто игнорируют ее содержание. В ботаническую географию, в широком ее понимании, ныне входит целый комплекс дисциплин, охватывающих чрезвычайно широкий круг крупных проблем современной биологии.

Ботаническая география, широко использованная Дарвином для обоснования теории эволюции, превратилась ныне в генетическую, историческую науку (Engler, 1879, 1899; Graebner, 1909, 1910, Diels, 1920, 1929; Вульф, 1932, 1944; Попов, 1950, 1963; Good, 1953, и др.). Огромный вклад в ее развитие был сделан в последарвиновский период одним из крупнейших ботаников современности А. Энглером и его школой. Очень много внесли в ботаническую географию наши ученые (А. Н. Краснов, Д. И. Литвинов, С. И. Коржинский, Н. И. Кузнецов, В. Л. Комаров, В. Н. Сукачев, Е. В. Вульф, А. Н. Криптофович, М. Г. Попов, Е. П. Коровин, И. М. Крашенинников, Е. М. Лавренко, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, и др.).

Общеизвестны крупные результаты, каких достигла экологическая или физиологическая ботаническая география, начиная с последних десятилетий прошлого века и кончая нашим временем (Шимпер, Варминг, Раункиэр, Клементс, Люндегорд, Шенников, Лавренко и др.). Вопросы истории флоры и растительности, их палеогеографического прошлого, как и в случае макроэволюции, не могут являться предметом экспериментального изучения. Иначе обстоит дело в отношении изучения современных динамических взаимодействий между компонентами растительности как друг с другом, так и со средой, выражающихся в смене аспектов, погодичных и более длительных изменениях и сукцессиях растительных сообществ. Все эти изменения, аналогичные «микроэволюционным», являясь текущим выражением флороценогенеза или «макроэволюции» растительности, издавна изучаются экспериментально.

Дарвин был первым, кто изучал экспериментально отношения между организмами. У нас в прошлом веке Н. Ф. Леваковский ставил эксперименты по изучению борьбы за существование у растений и по выяснению влияния условий существования на изменчивость растительных форм (Марков, 1962). На экспериментальных исследованиях и на практическом опыте покоилось отечественное лесоведение (работы Г. Ф. Морозова и его школы). В 20-х годах у нас сложилось, подобно тому как в систематике, особое на-

правление — экспериментальная геоботаника, или фитоценология (Шенников, 1921, 1948, 1963, 1964; Сукачев, 1925, 1927, 1962; Сочава, 1926, 1955; Карпов, 1955; Марков, 1962, и др.). Большое значение в геоботанике имеет также производственный опыт, особенно связанный с отраслевыми ее направлениями (лесоведение, луговедение, пастбищеведение, болотоведение, тундроведение и т. д.).

Общебиологическое значение современной географии растений прекрасно показал Кэйн (Cain, 1944). Как этот автор, так и ряд других исследователей подчеркивают зависимость экологических закономерностей от генетического фактора, взаимозависимость их прекрасно выражена в ботанико-географической теории толерантности растений, в которой, пожалуй, впервые в истории рассматриваемой науки физиологические, биологические и экологические аспекты законов географии растений показываются в необходимой связи с историческими. Взаимопроникновение разных отраслей науки прекрасно проявляется и в оригинальной, разработанной В. Н. Сукачевым, теории биогеоценоза (Сукачев, 1945 г., 1947 г., 1955; Карпов, 1955, и др.).

Эта сложная многонаправленность методов современной «геоботаники» видна также в возникшем по инициативе и при личном участии Е. М. Лавренко фундаментальном труде «Полевая геоботаника» (1959—1964).

Этим мы хотели бы подчеркнуть общее значение ботанической географии, упрощенно представляемой Цициным и Доброхваловым в качестве описательной науки.

Нам представляется, что одна из самых замечательных черт современной систематики, морфологии и ботанической географии, а также физиологии, заключается в том, что они все больше и больше взаимопроникают друг в друга. Даже систематика в известной мере становится физиологической. «В настоящее время, — писал Н. И. Вавилов (1931 : 26), — можно предвидеть наступление эры физиологической систематики, во всяком случае применения физиологических методов для целей систематики». В то же время сама физиология под влиянием постепенного проникновения в нее принципов историзма становится все более и более морфологической, экологической, географической наукой, а морфология, систематика и даже география растений, как это в свое время отмечал К. А. Тимирязев, делаются в известной мере физиологическими науками. Новое в науке сейчас и заключается в этом взаимном проникновении и техническом совершенствовании исследовательской работы.

Все приведенное выше показывает ошибочность мнения, развиваемого Цициным и Доброхваловым, об «описательном» характере рассмотренных фундаментальных областей ботанической науки.

При определении задач ботанических садов Цицин и Доброхвалов сводят их к интродукции и акклиматизации. При этом акклиматизация рассматривается как одно из направлений экспериментальной ботаники. Поэтому главной спецификой работы всех ботанических садов без исключения и «... независимо от... ведомственной принадлежности» (стр. 5), — подчеркивают они, в отличие «... от институтов ботаники, физиологии растений, биохимии, генетики, учреждений в области селекции...» (стр. 4) является то, что они в целях обогащения народного хозяйства новыми ценными ботаническими видами «... изучают проблему интродукции и акклиматизации растений... Это — главная цель, ради которой создавались, создаются и будут создаваться ботанические сады» (стр. 5).

Эти утверждения явились основным аргументом для выделения ботанических садов в самостоятельную систему организаций. Как было указано, ботанические сады как научные ботанические учреждения подлинную свою историю ведут только с Линнея. Все их развитие определялось задачами и состоянием ботаники, постепенная дифференциация которой обогащала и наполняла новым содержанием работу ботанических садов. Этого не поняли Н. В. Цицин и В. П. Доброхвалов, связывающие деятельность ботанических садов с самого начала их возникновения лишь

с одной акклиматизацией, в свою очередь отождествляемой ими с «экспериментальной ботаникой». Следует оговорить, что в настоящее время ботанические сады весьма неоднородны. Наряду с научно-исследовательскими ботанико-агрономическими (например, Государственный Никитский ботанический сад) и университетскими садами, имеются и такие, которые вообще не могут быть отнесены не только к ботаническим, но и вообще к научным учреждениям (М. П. Соколов, 1959; Цицин и Доброхвалов, 1964).¹ Не останавливаясь на всех типах ботанических садов, а приведя в качестве примера только главные из них (например, Ботанический сад в Кью, Эдинбургский, Нью-Йоркский, Токийский ботанические сады и др.) можно отметить, что все они уже со второй половины прошлого столетия начали превращаться по существу в сложные, современного типа ботанические институты² и разрабатывают проблемы ботаники в целом, все ее направления. По существу говоря, не должно быть принципиальных отличий и между нашими головными ботаническими учреждениями — БИН АН СССР и ГБС АН СССР.³ Следует отметить, что в том случае, когда сады не являются самостоятельными ботаническими учреждениями, все назначение их исчерпывается созданием демонстрационных живых «коллекций» — дендрариев, парков, заповедных участков и т. д. В тех же случаях, когда рядом расположены два ботанических учреждения, — ботанический сад и ботанический институт, граница между ними носит весьма условный характер и они неизбежно будут дублировать⁴ друг друга, в том случае, если сады не превратятся просто в растениеводческие учреждения. Во всех этих самостоятельных учреждениях живые коллекции (парковая часть, дендрарии, экспериментальные и специальные участки и т. д.), являясь базой для ботаники в целом, обычно организуются в отделы живых растений или «ботанические сады» в узком смысле слова. Каких-либо принципиальных отличий в организационном и научном отношении между такими садами и институтами нет. Во всех этих ботанических учреждениях проводится, как указано, исследовательская работа по всем или почти по всем ботаническим дисциплинам от систематики и палеоботаники до физиологии и фитохимии включительно. Работы по интродукции и акклиматизации не только не являются самоцелью, но и, как правило, служат материалом для исследований по систематике, морфологии, ботанической географии, физиологии и т. д. Таким образом, совершенно неверным является утверждение о том, что научная работа ботанических садов исчерпывается интродукцией и акклиматизацией.

Основные живые коллекции ботанических садов, которые, помимо культурно-просветительного и педагогического значения, представляют собою одновременно длительный эксперимент по испытанию интродуцентов, только тогда достигают максимального теоретического и практического эффекта, когда они распределены по систематическому принципу (как, например, в Kew Garden, в Arnold Arboretum и др.). У нас систематический принцип («метод родовых комплексов») энергично осуществляется проф. Ф. Н. Русановым в Ташкентском ботаническом саду АН УзССР.

Таким же необоснованным, как и представление о том, что акклиматизация является единственной задачей ботанических садов, является утверждение, что работы по интродукции и акклиматизации отличают ботанические сады не только от других ботанических учреждений, но и от учреждений в области селекции и растениеводства. Как раз наоборот, именно в этих последних интродукция и акклиматизация находят свое наиболее полное выражение (Вавилов, 1925, 1936, 1940б и др.). Это и понятно, так как без постоянного привлечения нового материала невоз-

¹ Некоторые из них никакой научно-исследовательской работы не ведут. Образно говоря, — пишут Цицин и Доброхвалов, — штаты их состоят из директора и сторожа.

² Подобно Ботаническому институту им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

³ Главный Ботанический сад АН СССР.

⁴ Цицин и Доброхвалов, строя свои грандиозные проекты по отчуждению садов от всех ведомств и учреждений, а в первую очередь от ботанических институтов, в то же время замечают, что в своей единой системе ботанические сады действуют на положении самостоятельных институтов АН СССР и республиканских академий (см. стр. 14).

можно научная постановка селекционной работы, не говоря уже о том, что она покоится на фундаменте стихийно освоенного природного и сознательно введенного человечеством культурного ассортимента. Государственная сеть по сортоиспытанию фактически проводит постоянный опыт по интродукции и акклиматизации. Знаменитая коллекция Всесоюзного института растениеводства (ВИР), легшая в основу послереволюционного обновления отечественного растениеводства, была в 20—30-х годах создана под руководством Н. И. Вавилова в результате обширных работ по интродукции и акклиматизации.

Между производственной и ботанической интродукцией (и акклиматизацией) имеются большие различия, но не об этом говорят Цицин и Доброхвалов, пытающиеся представить акклиматизацию как монополярную деятельность ботанических садов. Несмотря на большие заслуги ботанических учреждений по введению в культуру новых (древесных, декоративных, технических) растений, влияние их на практическое растениеводство является сравнительно незначительным. Конечно, часто резкую грань между производственной и ботанической интродукцией провести невозможно, в особенности в таких пограничных группах растений, как кормовые, плодовые, лесные породы и др. Однако если растениеводство основывается на интродукции культурного ассортимента, то ботаническая интродукция в основном проводится за счет дикорастущей флоры. Поиск новых растений не только должен быть поднят на уровень самой высокой теоретической работы, но и правильно организован в государственном масштабе всей сетью ботанических учреждений. Осуществление этого возможно при согласованной работе всех направлений ботаники при определяющем влиянии фундаментальных ботанических дисциплин. Невольно вспоминается призыв Н. И. Вавилова (1940а, 1940б), обращенный к ботаническим учреждениям, о том, чтобы ботаники и растениеводы работали в полном контакте друг с другом.

Н. В. Цицин и В. П. Доброхвалов понимают все иначе, направляя координацию усилий ученых по пути изоляции ботанических садов и от ботаники, и от растениеводства, мотивируя это теоретической специфичностью интродукции и акклиматизации. Во-первых, заявляют они, акклиматизация представляет собою определенное «явление природы» (стр. 9), во-вторых, «... имеются все основания считать акклиматизацию одной из ботанических наук» (стр. 8).

Казалось бы логичным, из факта признания реальности определенного явления природы, исходить и в определении науки, которая призвана изучать это явление. Отличительной чертой классификации наук и является установление определенных градаций, ступеней, различий объективного, материального мира. Однако для Цицина и Доброхвалова целью науки является не познание объективных явлений и процессов, а решение определенных задач, выдвигаемых человеком.

«Знание как средство — это искусство, знание как цель — это наука», — писал К. А. Тимирязев (1962 : 24), имея в виду естествознание. В понимании же акклиматизации Цициным и Доброхваловым закономерности природы, ее явления, служат только средством, но не целью изучения.

Вот как выглядит их определение: «Ботаническая акклиматизация — это наука о закономерностях и методах преобразования природы растительных организмов в целях практического использования их в новых условиях существования».

«Акклиматизация, следовательно, прежде всего преобразует растения, опираясь на объективные биологические закономерности. Именно поэтому и только в этом случае, — подчеркивается в статье, — ее можно назвать подлинной наукой» (стр. 9).

В этом определении «новой» науки не содержится каких-либо фактов, относящихся к самим растениям, к самой их природе, изучаемой ботаникой. Известно, что «... в любой научной области... надо исходить из данных нам фактов, стало быть, в естествознании — из различных

предметных форм и различных форм движения материи, и что, следовательно, также и в теоретическом естествознании нельзя конструировать связи и вносить их в факты, а надо извлекать их из фактов и, найдя, доказывать их, насколько это возможно, опытным путем» (Энгельс, 1961б : 370—374). Цицин и Доброхвалов «методы преобразования» растений пытаются «внести» в природу.

Вполне понятно, что преобразование растений и животных, т. е. изменение их наследственности, может иметь место только в условиях их разведения, при помощи искусственного отбора, лежащего в основе селекции, растениеводства. Совершенно безразлично, каким способом были получены изменения у некогда диких видов — при помощи ли искусственного мутагенеза, при помощи ли гибридизации, в том числе отдаленной, — во всех случаях окончательное получение новых сортов должно пройти через основной фактор, направляющий изменчивость в нужную для нас сторону, каким является отбор. При гибридизации и искусственном отборе могут быть получены различия даже более значительные, нежели те, которые отличают виды в их природной обстановке, но они ни в коем случае не тождественны с естественным процессом эволюции, с видообразованием, а искусственно полученные сорта не могут быть отождествлены с настоящими, «природными» видами. Однако именно благодаря этому опыту практической селекции растениеводов и животноводов Дарвин смог, опираясь на биогеографию, систематику, морфологию, палеонтологию и т. д., открыть законы органической эволюции.

Таким образом, селекцию сельскохозяйственных растений, т. е., как выражаются Цицин и Доброхвалов, выявление и создание «новых видов и форм растений для нашего полеводства, садоводства, овощеводства и т. д.» (стр. 7 и 10), они преподносят как акклиматизацию, как якобы характерную черту деятельности ботанических садов, а не селекционных, растениеводческих организаций. Поэтому совершенно не случайно, что чисто растениеводческие, селекционные темы как самого Н. В. Цицина (например, известные опыты по скрещиванию пшеницы с пыреем), так и Главного ботанического сада АН СССР, объявляются главнейшими и выдвигаются в качестве примера для всех координируемых ими ботанических садов.¹ Поэтому мы считаем, что, несмотря на внешнюю прогрессивность, заявления Цицина и Доброхвалова о том, что ботанические сады должны «... осуществить решительный переход к преобладанию в научной работе методов активного воздействия на ботанические объекты, более глубокого изучения их природы в целях интенсивного народнохозяйственного использования растительных ресурсов» (стр. 7), неверно отражают суть дела, подменяя ботанические исследования растениеводческими.

В то время как Цицин и Доброхвалов в отдаленной гибридизации видят главный путь «акклиматизации», И. В. Мичурин показал необходимость четкого разграничения селекции и акклиматизации. Про «акклиматизацию» путем скрещивания он писал, что «от посева семян гибридных растений, строго говоря, получаются уже не те сорта, от которых были взяты семена, следовательно тут уж не акклиматизация какого-либо сорта, а простая выводка нового сорта» и в таком случае уже «... нельзя вполне именовать такую акклиматизацию акклиматизацией...» (Мичурин, Соч., т. I, 1948 : 275).²

¹ Сюда Цицин и Доброхвалов относят «с успехом проводимую на протяжении многих лет работу по созданию совершенно новых невиданных еще в природе видов и форм растительных организмов» (1964 : 5), по селекции межродовых гибридов зерновых и зерно-бобовых, по созданию «новой формы многолетней пшеницы производственного значения» и выведению «пшенично-пырейных гибридов зерно-кормового направления», в том числе «ветвистоколосых форм», по «получению гибридов между травянистыми и древесными растениями» и т. д., и т. д. (Цицин, 1954; К открытию Главного ботанического сада, 1959 : 3—4).

² Некогда Н. В. Цицин, пропагандируя отдаленную гибридизацию культурных растений с дикими, причислял ее не к акклиматизации (как это он делает теперь), а к особому направлению растениеводства, противопоставляемому, как он писал, «рутинной» селекции (Цицин, 1954, 1959, и др.).

Представив селекцию как «акклиматизацию», Цицин и Доброхвалов неправильно поняли и значение простой, обычной акклиматизации, как «явления природы», а также интродукции. Против понимания акклиматизации как «явления природы» возражать не приходится. Это процесс «... приспособления организма к новым условиям существования» (стр. 9), происходящий за счет экологической амплитуды, присущей каждому виду. Эта акклиматизация, которую можно назвать простой, или обычной, постоянно сопровождает интродукцию и, к сожалению, большей частью плохо изучается ботаниками, в то время как это изучение в систематическом, биологическом и других отношениях и должно явиться одной из главных задач биологических учреждений. Однако Цицину и Доброхвалову это изучение изменений интродуцентов кажется второстепенной задачей, «пассивной», «созерцательной». Поэтому не эти исследования являются целью науки, а активное преобразование — «акклиматизация». В связи с этим и интродукция понимается ими упрощенно «... как механический перенос растения из одной географической зоны в другую» (стр. 9). А раз так, рассуждают они, то не совсем правильно включать ее в одну проблему с акклиматизацией. Она, — думают Цицин и Доброхвалов, — представляет собою «первоначальный, предварительный, подготовительный этап акклиматизации» (стр. 10). Исходя из этого, они предлагают приостановить в ботанических садах расширение коллекций живых растений, называя эту работу «элементарным коллекционированием», которое, по их мнению, до сих пор занимало центральное место в садах «... в ущерб научной экспериментальной работе, направленной на преобразование природы растений» (стр. 7). Однако именно изучение все новых и новых растений и их поведения в необычных для них условиях, является важнейшей задачей деятельности ботанических учреждений, а не «акклиматизация» по Цицину и Доброхвалову. Недопонимание этого объясняется тем, что они не видят связи интродукции с ботанической географией и эволюционной теорией и даже обходят прямые высказывания Дарвина по поводу акклиматизации.

По Дарвину, при акклиматизации, если она у данного вида вообще возможна, происходит его дифференциация, выживание наиболее стойких особей в новых условиях, что представляет собой гораздо более существенный фактор, нежели прямое приспособление. Привыкание, некоторое изменение образа жизни вида, связанного с переселением «несколько содействует акклиматизации», но, подчеркивает Дарвин, «... появление особей, различающихся конституционально, все же представляет собой гораздо более существенный фактор...» (соч., т. 4, 1951, стр. 691). Эти конституциональные изменения могут проявиться не сразу, а по мере переселения или акклиматизации растений в новых местах.

«Я знаю, — писал Дарвин, — что попытки акклиматизировать животных или растения называли пустой химерой. Без сомнения, эти попытки в большинстве случаев заслуживают такого названия, если они производятся независимо от образования новых разновидностей, надежденных иной конституцией. На растения, размножаемые глазками, привычка редко оказывает влияние; по-видимому, она действует только через последовательные семенные поколения... Акклиматизация растений, размножаемых семенами, и животных будет лишь слабой или же ее вовсе не произойдет, если мы не будем намеренно или бессознательно сохранять более выносливых» (Дарвин, соч., т. 4, 1951, стр. 690).

Таким образом, интродукция и обычная акклиматизация гораздо более сложное явление, нежели это представляют себе Цицин и Доброхвалов. Акклиматизацию нельзя понимать вне дарвиновской теории эволюции, утверждающей генетическую неоднородность видов. Последняя по современным представлениям генетики является проявлением мутационной изменчивости, поставляющей материал для естественного отбора, для эволюции. Теоретической основой интродукции и акклиматизации, основой, объединяющей систематику и генетику, ботаническую географию

и экологию, наблюдение и эксперимент, является современное представление о виде.

Различия во взглядах на вид между В. Л. Комаровым и Н. И. Вавиловым, по нашему мнению, не столь существенны. Комаров в своей концепции о серии, или видовом ряде, в основном остановился на географических расах, объединяемых в «серии». Вавилов пошел дальше, понимая вид как сложную систему форм — рас, разновидностей, генотипов, разработав методику их изучения («дифференциальная систематика») с широким привлечением эксперимента. Интродукция и акклиматизация растений, основывающиеся на генетико-систематической концепции вида, а в своих задачах сливающиеся с ботаническим ресурсоведением, выдвигают большую проблему выявления формового разнообразия всех важных в практическом отношении видов, что является, как писал Н. И. Вавилов, единственным путем к действительному практическому овладению всем потенциалом вида.

Эта проблема может быть осуществлена при общей плановой научной координации работ всей сети ботанических учреждений, как институтов, так и ботанических садов (выступающих в качестве самостоятельных учреждений).

В крупных масштабах такие ботанико-систематические исследования в связи с интродукцией еще не проводились. Но прекрасным, вдохновляющим примером при организации их может служить многолетний опыт комплексного изучения культурных растений, проводившийся у нас Н. И. Вавиловым.

Рассмотренные предложения об отделении ботанических садов от институтов и организации на их основе особой сети ботанических садов лишены как теоретического, так и практического и организационного смысла. Вместе с тем они являются сигналом о том, что назрела необходимость глубокого методологического творческого единства всех ботанических наук, без вредного, искусственного разделения их на «описательные» и «экспериментальные». Предстоит серьезная работа по воссоединению дарвинизма и классической ботаники, вооружаемых новейшими достижениями современного естествознания.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов П. А. (1957). Ботаника в Аптекарском огороде и в Академии наук (XVIII в.). В сб.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. — Берг Л. С. (1921). Наука, ее содержание, смысл и классификация. Изв. Геогр. инст., 2. — Берг Л. С. (1950). О ботанической номенклатуре и о понятии вида у ботаников. Природа, 9. — Бобров Е. Г. (1957а). Ботанический сад (1801—1916). В сб.: от Аптекарского огорода до Ботанического института. — Бобров Е. Г. (1957б). Линней, его жизнь и труды. — Бочанцев В. П. и С. Ю. Линшиц. (1955). К вопросу об объеме вида у высших растений. Бот. журн., 4. — Вавилов Н. И. (1926). Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. XVI, 2. — Вавилов Н. И. (1931). Линнеевский вид как система. — Вавилов Н. И. (1934). Основные задачи советской селекции растений и пути их осуществления. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. А, 12. — Вавилов Н. И. (1935а). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. В кн.: Теоретические основы селекции растений, I. — Вавилов Н. И. (1935б). Ботанико-географические основы селекции растений. В кн.: Теоретические основы селекции растений, I. — Вавилов Н. И. (1936). Основы интродукции растений для субтропиков СССР. Сов. субтроп., 6. — Вавилов Н. И. (1938). Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции. Природа, 4. — Вавилов Н. И. (1940а). Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. Сов. наука, 12. — Вавилов Н. И. (1940б). Интродукция растений в советское время и ее результаты. Докл. на конф. бот. садов при АН СССР. Избр. тр., V, 1965. (Вавилов Н. И.) Vavilov N. I. (1940b). The new systematics of cultivated plants. В кн.: The New Systematics, Oxford. — Вавилов Н. И. (1959—1965). Избр. тр., тт. I—V. — Васильченко И. Т. (1958). К вопросу о внутривидовых категориях. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 12. — Васильченко И. Т. (1960). Экспериментальная систематика и основные направления ее развития. Бот. журн., 11. — Вульф Е. В. (1932). Введение в историческую географию растений. Прил. 52 к Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. История флор земного шара. — Грубов В. И. (1955). К вопросу об объеме вида на примере аптечной валерианы. Бот. журн., 6. — Дарвин Ч. (1937). Происхождение видов. — Дарвин Ч. (1951). Сочинения, 4. — Дильс Л. (1916). Ботаническая география. —

Заленский О. В. (1947). К вопросу об экспериментальном изучении вида у высших растений. Бот. журн., 5. — Запрягаева В. И. (1949). Опыт богарного плодводства и лесоразведения в горном Таджикистане. Тр. Тадж. фил. АН СССР, XVII. — Запрягаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана. — Ильин М. М. (1954). Задачи ботаники в выполнении постановлений партии и правительства по обеспечению сырьем промышленности и сельского хозяйства. Совещ. по раст. ресурсам СССР, тез. докл. — Ильин М. М. (1959). Изучение дикорастущих полезных растений в природе и при первичной их интродукции. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 7. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Карпов В. Г. (1955). О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи. Бот. журн., 4. — Клебс Г. (1905). Произвольное изменение растительных форм. — Ковалевский Г. В. (1939). Очерк с.-х. культур и интродукции их в СССР в XVIII веке. Изв. Гос. инст. опытной агрономии, VII. — Комарницкий Н. А. (1947). Морфология растений. В кн.: Очерки по истории русской ботаники. — Комаров В. Л. (1901a). Флора Маньчжурии, I. Тр. СПб. бот. сада, XI. — Комаров В. Л. (1901b). Формы изменчивости *Sagittaria* и дикие расы обыкновенной малины. Тр. СПб. общ. естествоисп., XXXII, 1, Проток. засед. 7—8. — Комаров В. Л. (1902). По поводу сообщения моего о *Typha orientalis* и *Caldesia parnassifolia*. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив., III, 3. — Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. СПб. бот. сада, XXIX, 1. — Комаров В. Л. (1927). Флора полуострова Камчатки, I. — Комаров В. Л. (1940). Учение о виде у растений (страница из истории биологии). — К открытию Главного ботанического сада (передовая) (1959). Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 35. — Кренке Н. П. (ред.). (1933—1935). Феногенетическая памятность. Сб. раб. отд. фитоморфогенеза Биолог. инст. им. Тимирязева, I—II. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. — Лавренко Е. М. (1953). Об изучении процесса видообразования в природе. Бот. журн., 6. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Липский В. И. (1901). Главнейшие гербарии и ботанические учреждения Западной Европы. Тр. СПб. бот. сада, прил. к XVIII т. — Липский В. И. (1913). Исторический очерк С.-Петербургского ботанического сада. (1713—1913). В сб.: С.-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913), ч. I. — Липский В. И. (1915). Северная Америка и ее ботанические сады, 1. Нью-Йоркский ботанический сад. — Марков М. В. (1962). Общая геоботаника. — Масляной Н. А. (1959). Особенности роста звонкии в условиях Таджикистана. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 7. — Мишурин И. В. (1948). Содействие гибридизации дает более надежный способ акклиматизации. Соч. I, изд. 2-е. — Некрасова В. Л. (1957). Изучение растительного сырья за 1917—1957 гг. В сб.: От Антекарского огорода до Ботанического института. — Некрасова В. Л. (1958). История изучения дикорастущих сырьевых растений в СССР, I. — Овчинников П. Н. (1951). Ботанические исследования Таджикистана. Тр. Тадж. фил. АН СССР, 27. — От Антекарского огорода до Ботанического института. (1957). — Очерки по истории русской ботаники. (1947). — Полевая геоботаника. (1959—1964). (Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина), I—III. — Попов М. Г. (1950). О применении ботанико-географического метода в систематике растений. Пробл. бот., I. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Проккофьев А. А. (1959). Перспективы и первоочередные задачи культуры звонкии в Таджикской ССР. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 7. — Розанова М. А. (1930). Современные методы систематики растений. Прил. 41-е к Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. — Розанова М. А. (1946). Экспериментальные основы систематики растений. — Розанова М. А. (1947a). Экспериментальное получение естественных видов. Природа, 3. — Розанова М. А. (1947b). Вид как экологическая проблема (на примере высших растений). Усп. совр. биол., XXIII, 1. — Розанова М. А. (1950). Ботанические сады. БСЭ, изд. 2-е, 5. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Синьковский Л. П. (1963). Введение в культуру дикорастущих кормовых растений в Юго-западном Таджикистане. Тр. Тадж. н.-и. инст. сельск. хоз., II. — Соколов В. С. и Ан. А. Федоров. (1947). Ботанический институт имени В. Л. Комарова Академии наук СССР. — Соколов М. П. (1959). Ботанические сады, основа их устройства и планировка. — Соколов С. Я. (1957). Ботанический сад и его интродукционная и культурнопросветительная работа. В сб.: От Антекарского огорода до Ботанического института. — Сочава В. Б. (1926). Этюды по экспериментальной фитосоциологии. Зап. Ленингр. с.-х. инст., III. — Сочава В. Б. (1955). Творческий путь С. П. Крашенинникова и значение его эпохи для развития ботанической географии в России. Бот. журн., 4. — Сукачев В. Н. (1925). Экспериментальная фитосоциология и ее задачи. Зап. Ленингр. с.-х. инст., II. — Сукачев В. Н. (1927). К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. Юбил. сборн., посвящ. Н. П. Бородину. — Сукачев В. Н. (1955). О лесной биогеоценологии и ее основных задачах. Бот. журн., 3. — Сукачев В. Н. (1962). Экспериментальная фитоценология и ее отношение к экспериментальной биогеоценологии. В кн.: Тез. докл. по вопр. эксперимент. геоботаники. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тахтаджян А. Л. (1955). Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений. Бот. журн., 6. — Тимирязев К. А. (1922).

Исторический метод в биологии. 2 изд., 1943. — Тимирязев К. А. (1962). Жизнь растения. — (Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. V. (1940). Mutations and geographical variation. В кн.: The New Systematics, Oxford. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1965a). О микро- и макрофилогении у половых перекрестнооплодотворяющихся организмов. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 44. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1965b). К теории вида. Тр. Инст. биол. Урал. фил. АН СССР, 44. — Тихомиров В. А. (1893). Ботанические сады тропиков. — Уханов В. В. (1936). Парк Ботанического института АН СССР. — Федоров Ал. А. (1965). Растительные ресурсы СССР для народного хозяйства и медицины. Растит. ресурсы, I, 1. — Федоров Ал. А. (1966). Ботаническое ресурсосведение как наука и его положение в системе научных знаний. Растит. ресурсы, II, 2. — Холодковский Н. А. (1923). Биологические очерки, I—II. — Цицин Н. В. (1954). Отдаленная гибридизация растений. — Цицин Н. В. и В. П. Доброхвалов. (1964). Экспериментальная ботаника и ботанические сады. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 52. — Шенников А. П. (1921). Фитосоциология и опытные питомники. Журн. Петр. агроном. инст., 3—4. — Шенников А. П. (1948). Географический и биологический методы в геоботанике. Бот. журн., 1. — Шенников А. П. (1963). Задачи лабораторной экспериментальной геоботаники Ботанического института АН СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 14. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Энгельс Ф. (1961a). Диалектика природы. В кн.: К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения, 20. Изд. 2-е. — Энгельс Ф. (1961b). Анти-Дюринг. В кн.: К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения, 20, изд. 2-е. — Bonnier G. (1890). Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Rev. Gen. Bot., 2. — Bonnier G. (1895). Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. Sci. Nat., sér. 7, 20. — Bonnier G. (1920). Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes et cultures par semis. Rev. Gen. Bot., 32. — Cain, Stanley A. (1944). Foundations of Plant Geography. — Constantin J. (1898). Les végétaux et les milieux cosmiques (adaptation — évolution). — Cowan J. M. (1940). The Royal Botanic Garden, Edinburgh. Journ. Roy. Hort. Soc. London, 65, 3. — Denise L. (1903). Bibliographie historique et iconographique du Jardin des Plantes. — Diels L. (1924). Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen. Abderhalden's Handb. der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, I. — Diels L. (1929). Pflanzengeographie, 3. — Engler A. (1879). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete der nördlichen Hemisphäre. — Engler A. (1899). Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten Hundert Jahren und weitere Aufgaben derselben. — Goebel J. (1928—1933). Organographie der Pflanzen. Samenpflanzen. — Good R. (1953). The geography of the flowering plants. — Good R. (1956). Features of evolution in the flowering plants. — Graebner P. (1909). Pflanzengeographie. — Graebner P. (1910). Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie nach entwicklungsgeschichtlichen und physiologisch-ökologischen Gesichtspunkten. — Hitchcock A. S. (1925). Methods of descriptive systematic botany. — Huxley J. S. (1940). Towards the New Systematics. In: The New Systematics. — Jordan A. (1853). De l'origine des diverses variétés ou espèces d'arbres fruitiers, et autres végétaux généralement cultivés pour les besoins de l'homme. — Jordan A. (1864). Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues. — Jordan A. (1873). Remarques sur le fait de l'existence en société, à l'état sauvage des espèces végétales, affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. — Krause E. (1886). Die botanische Systematik in ihrem Verhältnis zur Morphologie. — Mason H. L. (1936). The principles of geographic distribution as applied to floral analysis. III, 5. — Nägeli C. (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. — Sachs J. (1875). Geschichte der Botanik von 16. Jahrhundert bis 1860. — Sukatschew W. (1928). Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art. Zeitschr. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre, 47. — The Royal Botanic Gardens, Kew. Illustrated guide. (1964). — Turesson G. (1922). The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, III. — Turesson G. (1925). The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas, VI. — Visiani R. de (1839). Della origine ed anzianità dell' Orto Botanica di Padova. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, XII. — Vöchting H. (1878—1884). Ueber Organbildung im Pflanzenreich, I—II, Bonn. — Wymann D. (1947). The Arboretums and Botanical Gardens of North America.

Ботанический институт
АН Таджикской ССР,
Душанбе.

By P. N. Ovchinnikov

SUMMARY

The paper is devoted to the critical consideration of the main principles adduced in article of Academician N. V. Tzitzin and V. P. Dobrokhvalov (1964) who proposed to classify botanic gardens as a special separate system of scientific institutions.

The author considers this proposal to be unrealizable from the standpoint of practical organization and based on the erroneous theoretical concept, according to which Botany is divided into descriptive (gradually dying) and experimental (the promising Botany of the Future). Such a classification of Botany is illegitimate not only in its past history, but also in its present status and in future.

УДК 001.4 : 581.524.44

Н. С. Камышев

ПРИНЦИПЫ УСТАНОВЛЕНИЯ, НАИМЕНОВАНИЯ
И ВЫДЕЛЕНИЯ В ПРИРОДЕ
РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ

(Получено 20 IV 1965)

N. S. KAMYSHCHEV. THE PRINCIPLES OF THE ESTABLISHMENT, DESIGNATION
AND DISCRIMINATION (IN NATURE) OF PLANT ASSOCIATIONS

Установление (определение), наименование и выделение (разграничение в натуре) ассоциаций¹ имеет большое теоретическое и практическое значение в систематизации, районировании (регионализации) и картографировании единиц растительности. Разные ассоциации нуждаются в дифференцированном подходе при использовании, уходе и улучшении их (время, продолжительность, интенсивность выпаса и сроки сенокосения кормовых угодий, удобрения, посев трав и пр.).

Однако установление и выделение ассоциаций сопряжено с большими трудностями. Особенно оно затрудняется при наличии полидоминантных или в той или иной степени нарушенных ассоциаций, к тому же иногда нерезко переходящих друг в друга. Поэтому у некоторых специалистов сложилось убеждение в нереальности ассоциаций и условности их установления (Раменский, 1937, 1938, 1950, 1952).² У сторонников же признания реального существования ассоциаций нет единства взглядов на принципы установления их. Они устанавливаются по характерным видам (швейцарско-французская школа), доминирующим видам (скандинавская школа) и априорным признакам (некоторые советские фитоценологи).³

Отсутствие единого подхода к установлению ассоциаций в свою очередь усугубляет трудности решения данной проблемы.

По мнению Каца (1934 : 202), «... русские фитоценологи уделяли весьма мало внимания важному вопросу об установлении ассоциаций, и этот вопрос не может считаться окончательно разработанным». К сожалению, и в настоящее время эта проблема далека от разрешения. И до сих пор в методических пособиях (Сукачев, Лавренко, Ларин, 1952) и в сводках по фитоценологии (Быков, 1957; Ярошенко, 1961) преимущественное внимание обращается на умозрительные положения при установлении ассоциаций. А в руководстве по геоботанической съемке С. В. Викторова и др. (1959) эта проблема вообще не затрагивается. Все это отрицательно сказывается на полевых исследованиях. Например, Б. А. Келлер с сотрудниками (1931), детально описавшие степи Центрального черноземья,

¹ Эти термины не всегда различаются или по-разному понимаются.

² О других исследователях, также принимающих и разделяющих представление о непрерывности растительного покрова (континууме), см. у П. Д. Ярошенко (1961) и Вальтера (Н. Walter, 1962).

³ Об этих принципах, признаках и их оценке см. в работах Н. Я. Каца (1934) и Н. С. Камышева (1939).

растений (например, растений степей и залежей) сильно изменяется с изменением погоды (Камышев, 1956), во-вторых, под влиянием этого фактора проективное покрытие изменяется более или менее одинаково у основных видов. В случае изменения этих соотношений на пастбищах вследствие различной поедаемости растений необходимо вносить соответствующие поправки. К тому же некоторые обильные виды нередко играют небольшую фитоценоотическую роль (ряд однолетних сорняков в посевах вроде пастушьей сумки, ярутки и им подобных, *Carex praecox*, *Draba sibirica*, *Alyssum desertorum*, *Potentilla heptaphylla* в покрове степей и пр.).

Напротив, виды с высоким покрытием играют более важную фитоценоотическую роль: являясь лучшими индикаторами внешней среды, они и сами создают свою определенную фитосреду. Именно они продуцируют основное количество фитомассы (Камышев, 1957; Лавренко, 1959) и определяют экологический (экологические типы, синузизы и пр.) и флористический состав остальных видов сообщества. Их несравненно легче учитывать в полевых исследованиях. Наиболее объективным, точным (даже глазомерно) и сравнительно легким способом учета покрытия является проективный метод Раменского (1937).¹ Однако и применяя его иногда допускают субъективизм, когда в название ассоциации вводят виды с 1—5% покрытия при 100%-м общем проективном покрытии (Барабаш и Голицын, 1962). Зачастую же количественные критерии при учете доминантов вовсе не указываются. Делается это потому, что среди фитоценологов нет договоренности, какие виды называть господствующими, т. е. при каких количественных показателях следует использовать их для установления и конструирования наименований ассоциаций.

Доминантами целесообразно называть те виды, которые действительно играют господствующую фитоценоотическую роль в жизни ассоциации. Поэтому их правильнее устанавливать по относительному проективному покрытию, т. е. не от всей исследуемой единицы поверхности (пробной площадки), а от общего проективного покрытия травостоя, выраженного в процентах (Быков, 1957; Браун, 1957, и др.). Относительное проективное покрытие вида (P_o) вычисляется по формуле:

$$P_o = \frac{P_v \cdot 100}{P_a},$$

где P_v — проекция вида, т. е. абсолютное покрытие его на площадке, а P_a — общее проективное покрытие ассоциации. Например, описывается участок степной ассоциации с таким видовым составом и абсолютным покрытием: *Stipa sareptana* 22%, *Festuca sulcata* 14%, *Artemisia incana* 12%, *Agropyron desertorum* 4%, *Poa bulbosa* var. *vivipara* 3%, *Helichrysum arena-ritum* 1%, *Alyssum desertorum* 1%. Общее проективное покрытие травостоя 55%. Сходные участки объединяем в ассоциацию с такими доминантами, относительное проективное покрытие которых не менее 20%. Доминантами здесь являются *Stipa sareptana* ($P_o=40\%$), *Festuca sulcata* ($P_o=25\%$) и *Artemisia incana* ($P_o=22\%$). Доминирующие виды вводим в наименование ассоциации и обозначаем ее так: *Stipa sareptana*—*Festuca sulcata*—*Artemisia incana* (белопопынно-типчаково-тырсиновая). 20% покрытия — величина эмпирически найденная нами в результате анализа более чем 300 описаний ковыльных степей, полукустарничковых и других группировок, сделанных в 1962—1963 гг., в Амангильдинском, Камышинском и Джангильдинском районах Кустанайской области.² Именно при

¹ Этим методом учитывается именно покрытие, а не обилие или обплне и покрытие одновременно, что не всегда различается; неясность в этом отношении допустил прежде всего сам Раменский, предложив термин «проективное обилие». Поэтому господствующие по покрытию виды часто неверно называют обильными. В отличие от обильных видов именно их следует называть доминантами.

Этот метод дает результаты с точностью до 0.01% при учете цветочного покрытия (Камышев, 1949).

² Исследования геоботанической экспедиции при кафедре морфологии, систематики и географии растений Воронежского университета.

таком показателе относительного покрытия ассоциации¹ выделялись сравнительно легко.

В тех случаях, когда ни один из двух видов ковыля (или видов другого рода) не дает 20%, но оба вместе они составляют 20% относительного покрытия, эти ковыли (или другие виды) мы не вводим отдельно в русское название ассоциации. Например, ассоциацию *Stipa* ssp. (15%)² — *Festuca sulcata* (24%), в которой *S. capillata* имеет 7% и *S. sareptana* — 8% абсолютного покрытия с общим проективным покрытием (P_a) 50%, мы называем разноковыльно-типчаковой. Так же поступаем с разными видами полыни.

Назовем еще примеры конструирования латинских и русских названий ассоциаций из полукустарничкового типа растительности, исходя из общего проективного покрытия их и относительного покрытия господствующих видов. Асс. *Atriplex cana* (10%) — *Artemisia hybrida* (20%) при P_a 35% называется кокпеково-полынной, асс. *Atriplex cana* (5%) — *Artemisia pauciflora* (12%) при P_a 20% — кокпеково-чернополынной, асс. *Atriplex cana* (17%) — *Artemisia pauciflora* (6%) при P_a 25% — чернополынно-кокпековой и т. д.

Иногда для установления ассоциаций рекомендуют учитывать и индикаторные виды (Раменский, 1950, 1952; Ниценко, 1963). Но при этом, во-первых, не указывается, показателями каких условий должны быть виды-индикаторы; во-вторых, вследствие неизученности большинства дикорастущих растений в физиолого-экологическом отношении возможен произвол в трактовке их разными учеными; к тому же, поведение одного и того же вида может быть различным в разных условиях, и он может быть представлен разными экотипами (Камышев, 1964); в-третьих, не известно, как будут тогда называться ассоциации (Лавренко, 1963; Камышев, 1964). Если включать их наряду с доминантами в наименование ассоциаций, то последние окажутся весьма сложными. В таком случае нельзя будет судить о роли отдельных слагаемых в названии ассоциаций. Очевидно, индикаторные виды, если они известны науке, должны включаться только в характеристику ассоциаций (как показатели тех или иных современных условий или истории их).

При установлении ассоциации необходимо считаться и с условиями обитания (при маршрутных исследованиях принимаются во внимание рельеф и почвы). Однако некоторые фитоценологи вообще не рекомендуют устанавливать ассоциации по местообитанию (см. об этом у Каца, 1930, 1934). Другие, особенно Раменский (1938, 1950, 1952, 1956) и его сторонники, при изучении сообществ обращают преимущественное внимание на факторы местообитания, рекомендуя выделять типы растительности или типы угодья и даже систематизировать участки растительности по этим признакам. Последние рекомендации делаются в интересах практики (они учитываются при мероприятиях по улучшению угодий). Но фитоценолог должен интересоваться в первую очередь сама растительность: морфология, экология, систематика, динамика, география и история (генезис) растительных ассоциаций и других таксонов. Как видно, изучение экологии фитоценозов — только одна сторона познания их. Сельскохозяйственное производство интересуется преимущественно качеством и количеством производимой растительной массы (зерна, кормов, древесины и пр.), а не местообитание. Напомним, что еще К. А. Тимирязев писал: «... истинный кормилец крестьянина — не земля, а растение, и все искусство земледелия состоит в том, чтобы освободить растение и, следовательно, и земледельца от власти земли... Совершенно другие результаты дает другой прием исследования, который центральным предметом считает возделываемое растение и его нужды, а все остальное — почву, климат и пр. — рассматривает только по отношению к нему» (1948 : 21,

¹ Быков (1957 : 343) в название ассоциации вводит виды, имеющие 15% относительного («частного») покрытия.

² В скобках здесь и ниже указывается абсолютное покрытие.

23). Этот взгляд применим и к естественным растительным сообществам.

Правда, воздействуют на растительные сообщества обычно через среду (обработка почвы, внесение удобрений, орошение и пр.), но опять-таки для получения высокой урожайности растений. Однако воздействуют на них и непосредственно, независимо от местообитания, применяя различные (в том числе и химические) способы борьбы с вредителями и сорняками в лесу, на лугах и полях, рубки, ухода в лесу, поверхностную подкормку растений, чеканку их, дополнительное естественное (при помощи пчел) и искусственное механическое опыление, разные способы выпаса на пастбищах и пр. С развитием науки эти приемы воздействия практикуются все шире, причем зачастую один и тот же прием дает одинаковый хозяйственный эффект в разных местообитаниях.

Поэтому правы те ученые, которые считают, что анализ условий обитания имеет служебное значение (Paczoski, 1930; Шенников, 1937), что местообитание следует изучать для познания растительности и идти от ассоциаций к условиям, а не наоборот.

Выделение ассоциаций в полевых исследованиях по внешним условиям является, хотя и важным, но вспомогательным приемом. Дело в том, что, как отмечается многими исследователями, в том числе и Раменским (1937), ассоциации обладают экологической амплитудой. Нередко одна и та же ассоциация встречается в разных геоморфологических, климатических и почвенных условиях. Например, разнотравно-щучковая и разнотравно-красноовсяничная ассоциации на территории Центрального черноземья встречаются и на суходольных, и на пойменных лугах; разнотравно-типчаковая — как на водораздельных степях, так и на пойменных лугах; типчаково-тырсовые степи — на известняковых и меловых склонах с перегнойно-карбонатными почвами, на мощном, обыкновенном и южном черноземе, на темнокаштановых и светлокаштановых почвах; типчаково-лессинговые степи — на меловых склонах, обыкновенном и южном черноземе, темнокаштановых и светлокаштановых почвах;¹ разнотравно-типчаково-перистоковыльные (со *Stipa joannis*) ассоциации — на меловых склонах, обыкновенном черноземе и на супесях.

Из этих примеров видно также, что нередко на одних и тех же местообитаниях наблюдаются разные ассоциации. Добавим к этому, что на песках нередко различные перистоковыльные, тонконоговые (с *Koeleria glauca*),² чабрецовые (*Thymus pallasianus*) и другие ассоциации; на солонцах (притом на водоразделах и в поймах) — полынные (*Artemisia monogyna*), кермековые (*Limonium tomentellum*), шведковые (*Suaeda prostrata*), подорожниковые (*Plantago salsa*), чешуехвостниковые (*Pholiurus panonicus*), бескильничевые (*Puccinellia distans*); на солончаках — солеросовые (*Salicornia europaea*), астровые (*Aster tripolium*), подорожниковые (*Plantago cornutii*), триостренниковые (*Triglochin maritimum*) и другие ассоциации.³

Да и с хозяйственной точки зрения различные ассоциации одного и того же местообитания неравноценны (различны поедаемость растений, урожайность, использование в разные сезоны, возможности мелиорации их и пр.).

В одном и том же природном районе при выделении ассоциаций (особенно таксонов более высокого ранга) определенное значение имеют, как правило, те или иные элементы рельефа с характерными для них

¹ Общим для всех этих, разных по другим признакам, почв является, по-видимому, высокое содержание в них CaCO_3 .

² Для экономии места даются не названия ассоциаций, а в скобках указываются только эдификаторы ассоциаций.

³ Многие примеры ассоциаций на солонцах и солончаках см. в работах Камышева (1964) и особенно Г. И. Билик (1963). После сдачи в печать данной статьи вышла в свет книга А. П. Шенникова, в которой высказана та же идея: «... при сходных экотопах может быть различная растительность, а при различных экотопах — сходная» (1964 : 389).

почвами (различными по степени засоления, увлажнения и механического состава). Например, в зоне обыкновенного чернозема Воронежской и соседних областей на более повышенных местах водоразделов с небольшим засолением (при небольшой глубине вскипания) развивались типчаково-лессинговые, а на остальных плакорных пространствах — типчаково-тырсовые ассоциации. В зоне светлокаштановых почв Кустанайской области наиболее повышенные участки водоразделов занимают типчаково-лессинговые, а пониженные, более пологие части мелкосопочника с песчаными и супесчаными почвами покрыты разнотравно-перистоковыльной ассоциацией. На пойменных лугах Дона в Воронежской области разнотравно-бескильничевая ассоциация занимает более высокие и менее засоленные местообитания, пониженные — разнотравно-пырейные (*Agropyron elongatum*) и кермековые, а самые низкие пятна солонцов — шведковые и подорожниковые (*Plantago salsa*) ассоциации.

Условия обитания иногда помогают при установлении и разграничении различных злаковых формаций до колошения злаков или после сенокоса в степях и на лугах, а также при пастбищном использовании их. Впрочем, и в этих случаях приходится прибегать к определению злаков по вегетативным признакам.

Конечно, участки одной и той же ассоциации в разных местообитаниях отличаются в деталях морфологии (иной набор экологических групп и второстепенных видов, их обилия и пр.) иным экотипическим составом доминантов и пр. (Камышев, 1961б). Вследствие этого в интересах теории и практики необходимо установление фитоценологического таксона меньшего ранга (например, субассоциации).¹ Все морфологические, синэкологические и другие особенности должны по возможности входить в диагноз ассоциации для лучшего хозяйственного использования ее и для теоретических изысканий. Подробная характеристика ассоциаций необходима как в полевых (насколько это возможно),² так и в лабораторных условиях. Но это — диагноз, а не название ассоциации. При установлении же и выделении ассоциаций в поле, тем более при геоботанической съемке, приходится руководствоваться доминирующими видами по покрытию во всех ярусах, физиономией и отчасти условиями местообитания.

Вопреки мнению некоторых геоботаников (Цаценкин, 1954; Ниценко, 1963, 1964) объединение ассоциаций в таксоны более высокого ранга в научной системе также нельзя делать по условиям местообитания, так как чем выше по рангу таксон, тем меньше он связан со средой. Например, тырсовоковыльная комбинация (группа ассоциаций) еще меньше связана с почвами, чем типчаково-тырсовоковыльная, типчаково-разнотравно-тырсовоковыльная или какая-либо другая ассоциация этой комбинации, а ковыльная формация еще в меньшей степени и т. д. (разные географические области и почвы, плато и склоны всех экспозиций с их особыми прочими условиями) (Камышев, 1961а). То же относится и к лесам (Кац, 1930; Paczoski, 1930).

Сказанным выше не умаляется принцип диалектического единства растительного сообщества и среды (Келлер, 1938).³ Сообщество сложилось в результате сложных и разносторонних взаимодействий растений друг с другом и со свойственными им различными окружающими условиями. Но так же как и «общество», «ассоциация» есть отвлеченное понятие. И каждое из них имеет свое особое содержание. Специфическое содержание и объем имеют и другие фитоценологические единицы. Единицы низшего ранга имеют большие связи и свои особые взаимодействия со средой (например, связи через микрорельеф, почвенные разности и химизм почв, микроклимат), высшие таксоны — меньшие и иные связи

¹ Тогда следует договориться об объективных и конкретных принципах ее установления.

² Детальный анализ экологических условий возможен только в процессе стационарных исследований.

³ Точнее, Келлер писал о диалектическом единстве растения и среды.

с нею (отчасти тип почвы, макрорельеф, макроклимат). Необходимо вскрывать специфическое содержание и объем каждого таксона.

Выявленные в каждом ярусе доминанты вводятся в названия ассоциаций путем перечисления их; названия доминант соединяются знаком минус (если они в разных ярусах) или знаком плюс (при наличии кондоминантов в одном ярусе) (Katz, 1927; Кац, 1934, и др., см. выше мои примеры). Если, кроме доминант, в разных ярусах имеются еще другие виды с высоким покрытием, мы предлагаем ставить значок $\pm$ (Камышев, 1951, 1961a), который ставится перед группой разнотравья в злаковых и осоковых формациях.

Этот способ наименования обладает рядом преимуществ в сравнении с бинарным методом. Он прост и потому более доступен, дает представление о преобладающих видах ассоциации, ее ярусности и отчасти об экологических условиях (судя по доминантам).

Русские названия ассоциаций должны строиться по правилам образования сложных прилагательных, т. е. преобладающий по покрытию доминант должен стоять в конце названия (Лавренко, 1940; Сукачев, Лавренко, Ларин, 1952). Как видно из вышеприведенных примеров, доминант с наименьшим покрытием ставится в начале русского наименования ассоциации. Ярусное положение видов определяется порядком латинских названий видов — первым в названии ассоциации ставится вид самого верхнего яруса.

При таком принципе установления ассоциаций получаются, как правило, 2—3-членные названия. Этот способ ценен еще и тем, что относительные покрытия видов выражают в основном и процентные весовые соотношения их в сене.

Четкость и конкретность в установлении ассоциаций, краткость и простота их обозначения сильно облегчают выделение или разграничение их друг от друга в натуре. Конечно, выделение ассоциаций практикуется, как правило, при крупномасштабном картировании. Разграничение ассоциаций в полевых условиях производится на основании смены в пространстве доминантов в том или ином ярусе (изменение *По их*) и сопряженной с ними физиономичности.

Установленные нами в Кустанайской области в указанном выше объеме ассоциации наносились на фотопланшеты, а затем в камеральный период без генерализации переносились на передаваемые совхозам карты. Вследствие большого разнообразия ассоциаций и их комплексов при крупномасштабной съемке невозможно создать легко читаемую красочную карту, приходится применять комбинированный способ — раскраску и штриховку.

Практическое применение указанных принципов, как показала наша практика на территории Кустанайской области, дало вполне удовлетворительные результаты при исследовании ковыльных степей, лиманов и полукустарничкового типа растительности. Установление и выделение ассоциаций легко осуществляется в полевых условиях даже начинающими ботаниками. Они нуждаются, конечно, в проверке при изучении других типов растительности.

Необходимо стремиться к тому, чтобы латинские и русские наименования ассоциаций по числу указываемых доминантов соответствовали бы друг другу и чтобы они были как можно более доступны практикам сельского и лесного хозяйства. Во всяком случае следует избегать многочисленных латинских и несоответствующих им более кратких русских названий. Образование многочисленных латинских названий ассоциаций по доминирующим видам предполагает наличие столько же (5—8) ярусов, чего, строго говоря, и не бывает в природе среди травянистого типа растительности. Кроме того, русские наименования их в качестве прилагательных вообще не могут быть образованы.

Дальнейшим шагом вперед в развитии нашей науки должна быть унификация способов обозначения ассоциаций, как это уже практикуется в некоторых западноевропейских странах. После названия ассоциации ста-

вится фамилия автора, установившего ее, и год описания. Следует установить типовые схемы для описания ассоциаций разных типов растительности, обязательные для всех фитоценологов. Только при условии неукоснительного соблюдения однотипности и единообразия описаний можно будет сопоставлять данные, получаемые отдельными исследователями для дальнейшего анализа и широких теоретических обобщений. И тогда быстро продвинутся вперед систематика, география и картография единиц растительности. Теоретические данные геоботаники найдут наилучшее применение в практике народного хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В. (1925). Фитоценология (учение о растительных сообществах) и ее последние успехи у нас и на Западе. В сб.: Методика геоботанических исследований. — Алехин В. В. (1935). Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 5. — Алехин В. В. (1936). Растительность СССР в основных зонах. В кн.: Г. Вальтер—В. Алехин. Основы ботанической географии. — Алехин В. В. (1938). Методика полевого изучения растительности и флоры. — Алехин В. В., Е. М. Бродис и др. (1933a). Методика краеведного изучения растительности. — Алехин В. В. и А. А. Уранов. (1933b). Методика исследования степей. Сов. бот., 2. — Барабаш Г. И. и С. В. Голицын. (1962). К характеристике травянокустарничковых группировок с *Daphne julia* K.-Pol. Бот. журн., 12. — Браун Д. (1957). Методы исследования и учета растительности. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. — Викторов С. В., Е. А. Востоков, Д. Д. Вышивкин. (1959). Краткое руководство по геоботаническим съемкам. — Голгофская К. Ю. (1964). К вопросу о комплексности растительности гор и классификации комплексов. Бот. журн., 6. — Исаченко Т. И. (1962). Принципы и методы генерализации при составлении геоботанических карт крупного, среднего и мелкого масштаба. В сб.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Каден Н. Н. (1941). Очерк растительности Казахской степи под Курском. Тр. Центрально-черноземн. гос. заповедника, 1. — Камышев Н. С. (1939). Пашенные сочетания как фитоценозы. Тр. Воронежск. гос. ун-ва, XI, Ботан. отд., 2. — Камышев Н. С. (1949). Аспекты Хреновской степи и их происхождение. Тр. Воронежск. гос. ун-ва, XV. — Камышев Н. С. (1951). Аспекты Хреновской степи и прогноз сроков сенокосения. Бюлл. Общ. естествоисп. при Воронежск. гос. ун-ве, VII. — Камышев Н. С. (1956). Закономерности развития залежной растительности Каменной степи. Бот. журн., 1. — Камышев Н. С. (1957). Основные принципы и методы ботанико-географических исследований и районирования центрально-черноземных областей. — Камышев Н. С. (1961a). Основы классификации степей центрально-черноземных областей. Бюлл. МОИП, отд. биол., 3. — Камышев Н. С. (1961b). К экологии и внутривидовой систематике пыреев среднего (*Agropyron intermedium* [Host] P. B.) и волосоносного (*A. trichophorum* [Link] Richt.). Научн. доклады высш. школы. Биологич. науки, 4. — Камышев Н. С. (1963). Опыт систематизации фитоценозов Центрального черноземья. Изв. Воронежск. отд. Всесоюзн. бот. общ. — Камышев Н. С. (1964). Луговые комплексы р. Белой и их значение. В сб.: Охрана природы центрально-черноземной полосы, 5. — Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. (1963). Некоторые закономерности в распределении растительности западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. журн., 12. — (Кац Н.) Katz N. (1927). Die *Sphagnum*-Moore im nördlichen Theile des Moscauer Gouvernement. Бюлл. МОИП, отд. биол., 36, 3—4. — Кац Н. Я. (1930). Основные закономерности растительных сообществ и понятие «ассоциация». Бюлл. МОИП, отд. биол., нов. сер., 1—2. — Кац Н. Я. (1934). Об основных проблемах и новом направлении современной фитоценологии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 43, 2. — Келлер Б. А. (1931). Степи Центрально-черноземной области. — Келлер Б. А. (1938). Растение и среда. В сб.: Растительность СССР, I. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. Растительность СССР, II. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В сб.: Полевая геоботаника, I. — Лавренко Е. М. (1963). О работе А. А. Ниценко «О некоторых спорных вопросах геоботаники». Бот. журн., 8. — Ниценко А. А. (1963). О некоторых спорных вопросах теории геоботаники. Бот. журн., 4. — Ниценко А. А. (1964). О некоторых путях развития геоботаники. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Работнов Т. А. (1955). Разногидная изменчивость лугов. Бюлл. МОИП, нов. сер., 60, 3. — Раменский Л. Г. (1937). Учет и описание растительности. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Раменский Л. Г. (1950). Классификация земель по их растительному покрову. В сб.: Проблемы ботаники, I. — Раменский Л. Г. (1952). П. Д. Ярошенко. Основы учения о растительном покрове. Бот. журн., 3. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Смирнов Леонид А. (1936). О ежегодном высотном приросте *Pinus silvestris* L. ssp. *lapponica* Fr. в различных фитоценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 3. — Солонович Н. Г.

(1963). Структура и продуктивность некоторых болотных растительных сообществ. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, XV. — С у к а ч е в В. Н. (1928). Растительные сообщества. — С у к а ч е в В. Н. (1935). Терминология основных понятий фитоценологии. Сов. бот., 5. — С у к а ч е в В. Н., Е. М. Л а в р е н к о и И. В. Л а р и н. (1952). Краткое руководство для геоботанических исследований. — Т и м и р я з е в К. А. (1948). Наука и земледелец. Избр. соч. в 4 томах, II. — Ц а ц е н к и н И. А. (1954). Классификация пастбищ и сенокосов западного Прикаспия и вопросы их комплексного использования. В сб.: Вопросы кормовой базы в степной, полустепной и пустынной зонах СССР. — Ш е н н и к о в А. П. (1937). Теоретическая геоботаника за последние 20 лет. Сов. бот., 5. — Ш е н н и к о в А. П. (1938). Общие замечания к методике маршрутного геоботанического исследования. В сб.: Методика полевых геоботанических исследований. — Ш е н н и к о в А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Я р о ш е н к о П. Д. (1964). Геоботаника. — Б і л и к Г. І. (1963). Рослинність засоленіх ґрунтів в Україні. — B r a u n - B l a n q u e t J. (1951). Pflanzensoziologie. — D i e l s L., T. M a t t i c k. (1953). Pflanzengeographie. — D u - R i e t z E. (1930). Vegetationsforschung auf Soziationsanalytischer Grundlage. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, XI, 5. — F l a h a u l t Ch. u. C. S c h r ö t e r. (1910). Phytogeographische Nomenklatur (III Congress International de Botanique Bruxelles 14—21 mai 1910. Zürich). — P a c z o s k i J. (1930). Lasy Białowieży. Monografie naukowe. Poznań, Państwowa Rada Ochrony Przyrody, I. — S c a m o n i A. (1955). Einführung in die praktische Vegetationskunde. — S i m m o n T. (1957). Die Wälder des Nordlichen Alfeld. — W a l t e r H. (1962). Die Vegetation der Erde in ökologischen Betrachtung, I.

Воронежский
государственный университет.

THE PRINCIPLES OF THE ESTABLISHMENT, DESIGNATION AND DISCRIMINATION (IN NATURE) OF PLANT ASSOCIATIONS

By N. S. Kamyshev

SUMMARY

The author points out the intricacy of the problem of delimitation of plant associations in nature, of their establishment and designation.

The validity of different characteristics of the criteria for discerning associations is considered and the views of different authors on this problem are critically reviewed.

The author proposes his own recommendations concerning the discrimination and designation of plant associations.

УДК 581.524.4 : (212.1)

В. Н. Андреев

ОСОБЕННОСТИ ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ НА ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ

С 5 рисунками

(Получено 10 II 1966)

V. N. ANDREEV. SPECIFIC FEATURES OF THE ZONAL DISTRIBUTION OF THE
SUPERTERRANEAN MASS OF VEGETATION IN THE NORTHERN REGIONS OF EAST
EUROPE

Для получения объективных данных, характеризующих продуктивность растительного покрова, необходимо располагать массовым материалом, на основе математической обработки которого возможно получение обоснованных средних величин. Принятые в практике геоботанических исследований весьма трудоемкие методы взятия укосов с учетных площадок или взвешивания модельных кустов или побегов ограничивают возможности исследователей в части получения массовых материалов. В большинстве случаев данные, полученные с помощью указанных методов, характеризуют ограниченное число растительных группировок и при этом часто весьма неполно. Определения продуктивности растительного покрова на отдельных территориях носят в силу этого весьма приближенный характер, они не удовлетворяют запросов производства и не дают возможности выявить истинные закономерности в количественном распределении растительности, представляющие большой теоретический интерес.

В тундре и лесотундре, где наблюдается резко выраженная пестрота растительного покрова и развитие многочисленных макро- и микрокомплексов растительных ассоциаций, возникают особенно большие трудности в получении объективных средних показателей продуктивности для отдельных хозяйственных и природных районов. Преодоление этих трудностей стало возможным лишь с применением специальной методики исследования. В практике изучения оленьих пастбищ Крайнего Севера нами были использованы теоретические разработки Л. Г. Раменского о связи проективного покрытия растений с их весом (Раменский, 1938). Взятие укосов с одновременным определением проективного покрытия дало возможность разработать специальные таблицы, в которых дается вес живой надземной растительной массы (или ее кормовой части) при разных показателях проективного покрытия для различных биологических групп растений.

Имея подобные таблицы, возможно в пределах границ их применения, с помощью данных проективного учета получить массовый материал по запасу надземной массы отдельных групп растений и растительного покрова в целом. Определение проективного покрытия и высоты растений в условиях полевых маршрутов представляет собою значительно более простую задачу по сравнению с взятием укосов. Возможность проведения

массовых определений в сжатые сроки дает огромные преимущества при пользовании этим методом. Не следует также упускать из виду, что некоторые определения проективного покрытия могут успешно производиться с воздуха при использовании вертолетов, самолетов и дирижаблей, а также производиться камеральным путем по фотоснимкам (также и по аэрофотоснимкам).

В настоящее время по районам Крайнего Севера накоплен обширный материал, характеризующий кормовые ресурсы крупнейших территорий тундры, лесотундры и северных лесов. При известных дополнениях этот материал может быть использован для характеристики надземной фитомассы в целом. Опыт подобной характеристики нами произведен для восточноевропейского севера.

Сбор и обработка первичного материала были произведены большим коллективом геоботаников, свыше 60 человек, работавших под нашим руководством в течение двух лет (Андреев, 1947) на территории Большеземельской и Малоземельской тундр и прилегающих частей лесной зоны и Приуралья. Впоследствии исследованиями были охвачены Тиманская и Канинская тундры и Мезенские леса. Автор выражает глубокую благодарность всем участникам этих работ, которые по существу являются соавторами данной статьи. Все работы на исследованной площади (около 300 тыс. кв. км) проводились по единой методике. В порядке контроля было организовано повторное обследование на 5—10% площади. Все данные, вызывавшие сомнение в их достоверности, браковались и не учитывались при обработке.

В итоговые данные было включено около 10 тыс. укосов и свыше 300 тыс. точек, в которых производились определения проективного покрытия различными биологическими группами растений. Таким образом, один укос приходится в среднем на каждые 30 кв. км, на каждый кв. км приходится 1 точка определения проективного покрытия. Средние показатели выводились как средневзвешенные величины с учетом площадей распространения отдельных геоботанических подразделений на карте крупного масштаба. Нашими материалами не охвачены долины рек Печоры и ее притоков: Усы, Ижмы и др., представляющих совершенно особое географическое явление, растительность которого должна быть рассмотрена отдельно от водораздельных пространств.

В процессе полевых работ повсеместно производились определения запаса той части надземной фитомассы, которая представляет кормовую ценность для оленеводства, т. е. кустистых лишайников, травянистых растений (с подразделением на осоковые, злаки и разнотравье), листвы кустарников (с выделением карликовой березы и кустарниковых ив) и кустарничков (с выделением арктических и субарктических кустарничков и полукустарничков). Запасы прочих лишайников и мхов определялись в значительно меньшем количестве пунктов (около 3000, при проведении полных геоботанических описаний на специальном бланке).

Состав и полнота древесных насаждений учитывались повсеместно во всех точках определения проективного покрытия. Запасы древесины определены с помощью таксационных таблиц. Для установления полной фитомассы кустарников и кустарничков принято на основании выборочных определений, что листва составляет 40%, а ствол и ветви 60% по весу всей надземной массы.

Масса ежегодного прироста определена расчетным методом: для мхов и лишайников в пределах 10% запаса надземной массы, для травянистых растений 100%, для кустарников 100% листвы и от 2 до 6% древесины (в зависимости от подзоны), для кустарничков и полукустарничков 10% листвы и от 2 до 6% древесины, для древесных пород от 1 до 3% запаса древесины, для лиственных пород 100% запаса листвы, для хвойных 13—15% запаса хвои.

Приводимые ниже определения отличаются различной степенью точности. Наиболее достоверны данные по кормовым запасам. Данные по

запасам мхов и древесины, а также по их ежегодному приросту могут служить лишь для общей ориентировки.

Схема зонального расчленения растительного покрова восточноевропейского севера, положенная в основу настоящей работы, была разработана нами и опубликована ранее (Андреев, 1932, 1954).

Восточноевропейский север характеризуется ярко выраженной широтной зональностью. На протяжении 5° широты здесь сменяется 7 четко разграниченных подзон растительности.

Подзона арктических полупустынь охватывает на материке узкую полосу побережья Югорского шара и характеризуется несомкнутым растительным покровом (до 50% занято почти оголенной поверхностью полигонов трещиноватой тундры, находящейся в различных стадиях зарастания), преобладанием в качестве эдификаторов аркто-альпийских и арктических видов листостебельных мхов, кустарничков и полукустарничков (преимущественно *Dryas* и карликовые *Salix*) и травянистых растений.

Подзона арктической тундры охватывает побережье Карского моря и область поднятия Пай-Хой на Югорском полуострове, характеризуется сплошным растительным покровом, преобладанием тех же эдификаторов; особенно широко развиты группировки травянистых растений (*Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, разнотравье), кустарниковые группировки отсутствуют.

Подзона северной тундры («типичная тундра» на «Геоботанической карте СССР, 1954») простирается в виде пяти изолированных участков: северная часть о. Колгуев, приморская часть Малоземельской тундры, возвышенности Вангурей и Еней в Большеземельской тундре и полоса к югу от Пай-Хоя при основании Югорского полуострова между Баренцевым и Карским морями. Подзона характеризуется массовым развитием ивняковых группировок (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. phylicifolia*), сочетающихся с арктическими тундровыми группировками преимущественно из травянистых многолетников, появляются субарктические и бореальные кустарнички (*Ledum*, *Vaccinium*, *Cassandra*, *Andromeda*).

Подзона южной тундры («кустарниковая тундра» на «Геоботанической карте СССР, 1954») развита в виде широкой полосы от Канина до Урала; характеризуется преобладанием кустарниковых группировок из карликовой березы (*Betula nana*) и кустарниковых ив, комплексных бугристых болот; среди эдификаторов и в видовом составе в целом преобладают субарктические и бореальные виды.

Подзона редколесной тундры [на «Геоботанической карте СССР, 1954» «предтундровые леса (лесотундра)»] простирается от южного Канина до Урала и характеризуется развитием реди и мозаичных редколесий (*Picea obovata*, *Betula tortuosa*), кустарниковых тундр, преобладанием карликовой березы и комплексных бугристых болот.

Подзона редкостойных лесов сменяет южнее тундровую зону, простираясь от Белого моря до предгорий Урала; здесь затухают явления тундровой комплексности, почти исчезают тундровые группировки, начинается широкое становление тайги с резко выраженной эдификаторной ролью древесных пород (преимущественно ели).

Подзона северной тайги расположена еще южнее, здесь наряду с редкостойностью окончательно утрачиваются и другие признаки предтундровой растительности.

Каждая подзона характеризуется своими показателями запаса, темпов возобновления и прироста фитомассы (табл. 1 и 2, рис. 1 и 2).

Из данных нашего исследования, приведенных в таблицах и на рисунках, можно сделать следующие выводы.

Во-первых, общий запас надземной фитомассы возрастает с севера на юг. Если запас в арктической полупустыне принять за 100%, то в арктической тундре он составляет 253%, в северной тундре — 604, в южной — 645, в редколесной — 1483,

в редкостойных лесах — 2440%. В большинстве случаев переход от более северной к более южной подзоне сопровождается удвоением запаса (за исключением перехода от северной к южной тундре). Это возрастание количества фитомассы обусловлено появлением почти сплошного растительного покрова в арктической тундре, появлением кустарников в северной тундре, древесных пород в подзоне редколесий и наличием сплошного, хотя и разреженного, древесного яруса в подзоне редкостойных лесов.

ТАБЛИЦА 1

Запас надземной фитомассы и ее ежегодный прирост по подзонам восточноевропейского севера (в ц/га в воздушно-сухом состоянии)

Биологические группы растений	Арктическая полупустыня		Арктическая тундра		Северная тундра		Южная тундра		Редколесная тундра		Редкостойные леса	
	запас	прирост	запас	прирост	запас	прирост	запас	прирост	запас	прирост	запас	прирост
Мхи	0.9	0.09	4.9	0.49	9.0	0.9	11.8	1.18	13.7	1.37	15.0	1.5
Кустистые лишайники	—	—	0.1	0.01	0.9	0.09	2.7	0.27	4.2	0.42	3.0	0.3
Осоковые	1.1	1.1	3.7	3.7	2.8	2.8	2.1	2.1	1.9	1.9	2.2	2.2
Злаки	0.1	0.1	0.5	0.5	0.7	0.7	0.02	0.02	0.03	0.03	—	—
Разнотравье	1.2	1.2	2.2	2.2	1.6	1.6	0.3	0.3	0.25	0.25	0.3	0.3
Кустарнички арктические	1.6	0.16	1.0	0.1	0.7	0.07	—	—	—	—	—	—
Кустарнички субарктические	—	—	—	—	0.7	0.07	3.6	0.36	5.6	0.56	6.2	0.62
Карликовая береза	—	—	—	—	1.1	0.44	5.7	2.28	7.1	2.84	8.3	2.32
Кустарниковые ивы	—	—	—	—	12.1	4.8	5.4	2.16	3.4	1.36	2.4	0.66
Древесные породы	—	—	—	—	—	—	—	—	36.5	2.3	82.3	3.9
Всего	4.9	2.7	12.4	7.0	29.6	11.4	31.6	8.7	72.7	11.0	119.7	11.8

В приведенных данных находит конкретное выражение известная ботанико-географическая закономерность — сокращение к северу мощности растительного покрова. От северных лесов к побережью Ледовитого океана запас надземной фитомассы сокращается почти в 25 раз.

Во-вторых, одновременно с изменением общего запаса надземной фитомассы изменяется масса ежегодного прироста. Если за 100% принять массу прироста в подзоне арктической полупустыни, то в арктической тундре она составляет 259%, в северной — 423, в южной — 322, в редколесной — 407, в подзоне редкостойных лесов — 437%. Значительное замедление увеличения массы прироста к югу по сравнению с увеличением общего запаса отчасти связано с тем, что в северных подзонах преобладает прирост односезонной зеленой массы, а в южных — многолетней зеленой массы и древесины, на создание которой растениями производятся значительно большие энергетические затраты (табл. 3). Масса ежегодного прироста относительно общего запаса фитомассы с севера на юг уменьшается (рис. 3). Так, в арктических полупустынях она составляет 65% от общего запаса живой надземной растительной массы, в арктической тундре — 56, в северной — 36, в южной — 24, в редколесной — 13, в подзоне редкостойных лесов — 10%. В связи с этой особенностью находится одно из величественных проявлений природы вы-

ТАБЛИЦА 2

Участие биологических групп растений в общем запасе надземной фитомассы и ее ежегодном приросте по подзонам восточноевропейского севера (в весовых %)

Биологические группы растений	Арктическая полупустыня		Арктическая тундра		Северная тундра		Южная тундра		Редколесная тундра		Редкостойные леса	
	запас	прирост	запас	прирост	запас	прирост	запас	прирост	запас	прирост	запас	прирост
Мхи	32.3	3.4	39.7	6.9	30.3	7.8	37.3	13.6	18.8	12.4	12.5	12.7
Кустистые лишайники	—	—	0.8	0.1	3.0	0.8	8.5	3.1	5.8	3.8	2.5	2.6
Осоковые	18.7	41.5	29.7	52.2	9.4	24.5	6.7	24.2	2.6	17.3	1.8	18.6
Злаки	1.7	3.8	4.0	7.0	2.4	6.0	0.1	0.2	0.1	0.5	—	—
Разнотравье	20.3	45.3	17.8	31.0	5.4	14.0	0.9	3.4	0.3	2.3	0.3	2.6
Кустарнички арктические	27.0	6.1	8.0	2.8	2.3	0.6	—	—	—	—	—	—
Кустарнички субарктические	—	—	—	—	2.3	0.6	11.3	4.3	7.8	5.1	5.2	5.2
Карликовая береза	—	—	—	—	3.8	3.8	18.0	26.3	9.8	25.6	6.9	19.7
Кустарниковые ивы	—	—	—	—	41.1	41.9	17.2	24.9	4.8	12.3	2.0	5.6
Древесные породы	—	—	—	—	—	—	—	—	50.0	20.7	68.8	33.0
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

соких широт — бурное весеннее пробуждение и ежегодное массовое обновление растительности. Действительно, если на севере лесной зоны ежегодно обновляется лишь 10% общего запаса надземной растительной массы, то в северных широтах — 2/3. Сезонно изменчивой частью аспекта растительного покрова в арктической полупустыне является 60% надземной фитомассы (ежегодно возобновляемая часть надземной фитомассы достигает 65%, на 92% она состоит из однолетних зеленых органов), в арктической тундре — 51%, в северной тундре — 31, в южной — 18, в редколесной тундре — 7.5, в редкостойной тайге — 4.4%.

В-третьих, изменения фитомассы по подзонам у отдельных биологических групп растений имеют существенные различия (рис. 4). Общий запас

ТАБЛИЦА 3

Распределение ежегодного прироста надземных частей растений по видам фитомассы по подзонам восточноевропейского севера (в %)

Виды растительной массы	Арктическая полупустыня	Арктическая тундра	Северная тундра	Южная тундра	Редколесная тундра	Редкостойные леса
Однолетние зеленые органы	92	91	85	76	58	44
Многолетние зеленые органы (включая мхи и лишайники)	5	8	9	16	19	19
Древесина	3	1	6	8	23	37

мхов (преимущественно листостебельных) с севера на юг непрерывно возрастает, что находится в связи с увеличением мощности мохового покрова и расширением площадей, которые он занимает.

Кустистые лишайники почти отсутствуют в приморской полосе и в более или менее заметных количествах появляются в тундровых подзонах, увеличиваясь к югу и достигая максимума в подзоне редколесной тундры. Далее к югу они, в связи со значительным сокращением площадей лишайниковых ассоциаций, уменьшают свои запасы. Накипные и листоватые лишайники на восточноевропейском севере (исключая острова Ледовитого океана) имеют очень небольшое развитие и объединяются нами при расчетах с кустистыми.

Многолетние травянистые растения (имеются в виду водораздельные пространства с долинами небольших рек; долины Печоры и Усы должны быть рассмотрены отдельно) достигают максимума в арктической и северной подзонах тундры в арктической полупустыне 2.4 ц/га, в арктической тундре 6.4, в северной — 5.1, в южной 2.4, в редколесной 2.2, в редкостойных лесах 2.5 ц/га. Во всех подзонах (исключая арктическую полупустыню) среди многолетних трав преобладают осоковые, удельный вес которых составляет среди многолетних трав в арктической полупустыне 46%, в арктической тундре — 58, в северной — 56, в южной — 87, в редколесной — 87, в редкостойных лесах — 88%. Запасы злаков во всех подзонах весьма невелики, относительно больше злаки развиты в подзонах арктической и северной тундры, где имеет место более интенсивное воздействие выпаса оленей на естественный растительный покров. Прочие многолетние травы (разнотравье), представленные преимущественно аркто-альпийскими видами, наибольшего развития достигают в трех северных подзонах. Уже в южной тундре их запасы сокращаются

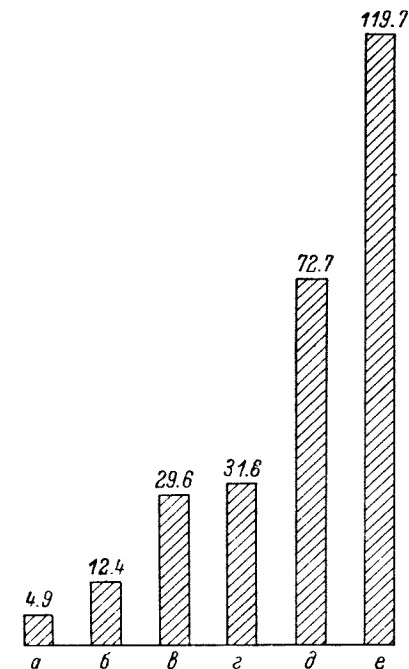


Рис. 1. Надземная фитомасса по подзонам восточноевропейского севера (в ц/га в возд.сух. состоянии).

а — арктическая полупустыня; б — арктическая тундра; в — северная тундра; г — южная тундра; д — редколесная тундра; е — редкостойные леса.

более чем в 5 раз по сравнению с северной тундрой. Граница между бореальной и арктической флорой, проходящая между подзонами северной и южной тундры, весьма рельефно подчеркивается указанной особенностью. Арктические кустарнички и полукустарнички (*Dryas*, *Sibbaldia*, *Salix polaris*, *S. herbacea* и др.) также наиболее развиты в трех северных подзонах. Южнее их сменяют субарктические и бореальные виды, запасы фитомассы которых непрерывно возрастают к югу.

Карликовая береза и кустарниковые ивы составляют характерную особенность растительного покрова тундры и лесотундры. От общего запаса надземной фитомассы на долю кустарников приходится в редкостойных лесах 9%, в редколесной тундре 15, в южной 35, в северной 45%; далее к северу кустарников нет. Весьма характерно соотношение между карликовой березой и кустарниковыми ивами. Удельный вес последних резко возрастает к северу. Из общей массы кустарников на долю кустарниковых ив приходится в редкостойных лесах лишь 22% (78% на долю карликовой березы), в редколесной тундре — 33, в южной тундре — 48, в северной — 91%. Это обстоятельство следует поставить в связь с интенсивной экспансией кустарников в область тундры, происходящей в результате потепления климата на последнем этапе ан-

тропогена. Виды ивы, размножающиеся более энергично по сравнению с карликовой березой и производящие огромное количество семян, уносимых ветрами на большие расстояния, быстрее осваивают тундру и представляют передний эшелон кустарникового фронта, продвигающегося к северу. Более медленно вслед за ивой продвигается карликовая береза, которая в настоящее время отстала от ивы на целую подзону.

Древесные породы, так же как и кустарники, образуют резко выраженный наступательный фронт. В первой же подзоне, где они представлены (в подзоне редколесной тундры), их живая масса достигает 50% общего запаса надземной фитомассы. К югу их удельный вес еще более возрастает.

Таким образом, среди биологических групп растений, слагающих растительный покров тундры, выделяются:

1) группы, фитомасса которых достигает максимума в тундровой зоне и за ее пределами сокращается; сюда относятся аркто-альпийские и арктические виды многолетних трав (осоковые и разнотравье), арктические кустарнички и полукустарнички, кустарниковые ивы, кустистые лишайники; отдельные группы достигают максимума в различных подзонах тундры, создавая этим характерные особенности последних;

2) группы, фитомасса которых возрастает с севера на юг, достигая максимума за пределами тундровой зоны; сюда относятся субарктические и бореальные виды кустарничков и полукустарничков, карликовая береза, листостебельные мхи; до начала лесной экспансии их максимум, по-видимому, находился в южной части тундровой зоны, а в настоящее время сместился на север лесной зоны;

3) группы, фитомасса которых возрастает к северу и достигает максимума за пределами тундровой зоны; сюда относятся еще мало изученные группы накипных лишайников, печеночных мхов и, по-видимому, почвенных водорослей, связанных с открытыми поверхностями пятнистых и полигональных тундр, не занятых другими биологическими группами растений.

И, наконец, четвертый вывод касается качественного состава фитомассы в отдельных подзонах (рис. 5) и особенностей ее восстановления.

Растительность арктической полупустыни сложена в основном четырьмя компонентами (листостебельными мхами, осоковыми, разнотравьем и арктическими кустарничками) приблизительно в равных пропорциях; более 90% ежегодного прироста идет на создание зеленой односезонной растительной массы, ежегодно 65% фитомассы обновляется.

Растительность арктической тундры в основном сложена теми же компонентами, но общий их запас возрастает в $2\frac{1}{2}$ раза, относительно возрастает роль мхов и начинает подавляться развитие разнотравья и арктических кустарничков; в этой подзоне, как и в предыдущей, более

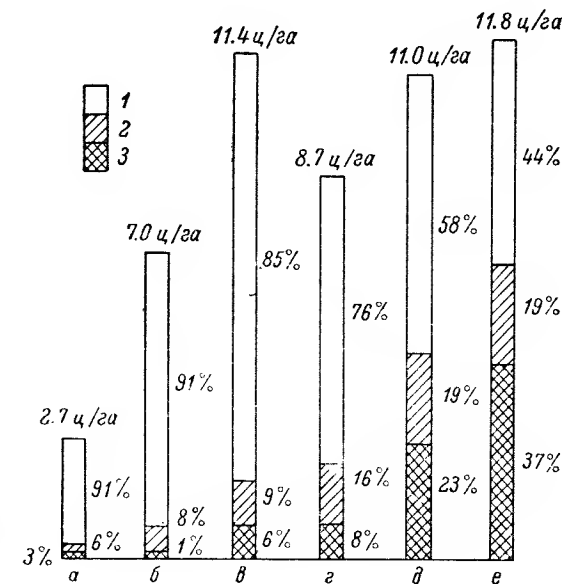


Рис. 2. Ежегодный прирост надземных частей растений и его распределение по видам фитомассы по подзонам восточноевропейского севера (в ц/га в возд.-сух. состоянии).

1 — однолетние зеленые органы; 2 — многолетние зеленые органы, включая мхи и лишайники; 3 — древесина. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

90% ежегодного прироста идет на создание зеленой сезонной фитомассы, 56% фитомассы ежегодно обновляется.

Растительность северной тундры характеризуется увеличением надземной фитомассы в $2\frac{1}{2}$ раза по сравнению с предыдущей подзоной,

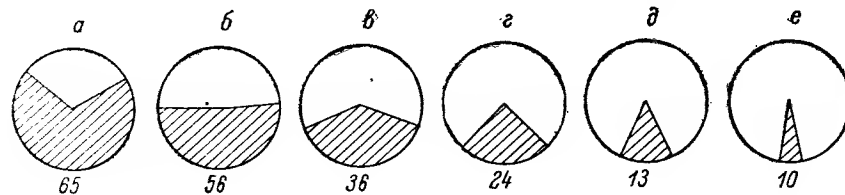


Рис. 3. Ежегодно возобновляемая часть надземной фитомассы по подзонам восточноевропейского севера (в %).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

вторжением кустарниковых ив, составляющих более 40% надземной фитомассы, 30% сохраняется за листостебельными мхами, роль осок уменьшается до 9%, разнотравья до 5%, заметным становится участие субарктических и бореальных кустарничков (5%). На создание зеленой сезонной массы затрачивается 85% ежегодного прироста, около 6% — на древесину; ежегодно обновляется лишь 36% надземной фитомассы.

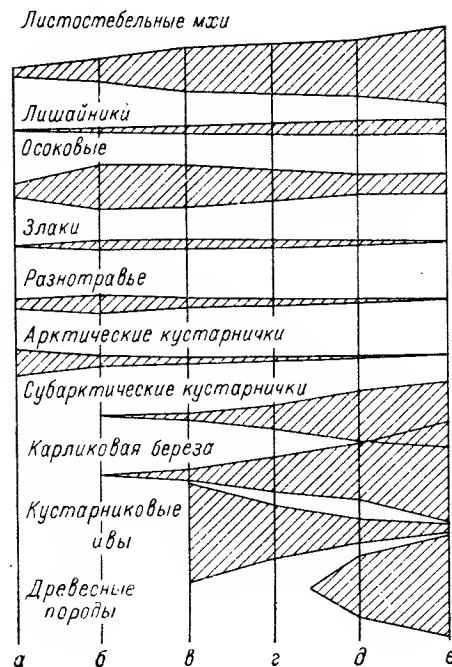


Рис. 4. Надземная фитомасса отдельных биологических групп растений в различных подзонах восточноевропейского севера (схема).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

затрачивается 58%, а древесины — 23% ежегодного прироста; надземная фитомасса ежегодно обновляется на 13%.

Растительность редкостойных лесов характеризуется дальнейшим увеличением фитомассы, усилением роли древесных пород (69%), сохранением важной роли за листостебельными мхами (13%), карликовой березой (7%), кустарничками (5%). На создание зеленой сезонной массы затрачивается 44%, а древесины 37% ежегодного прироста; надземная фитомасса ежегодно обновляется на 10%.

Данные, которыми мы располагаем по другим тундровым районам, свидетельствуют о том, что освещенные выше закономерности в основном характерны для всей тундровой зоны.

Таким образом, с помощью показателей биологической продуктивности можно значительно углубить характеристику растительного покрова. Количественные показатели совершенно необходимы для более полного и

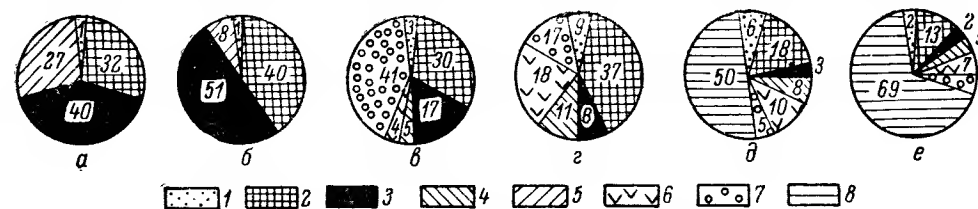


Рис. 5. Соотношение надземной массы отдельных биологических групп растений (в %) по подзонам восточноевропейского севера.

a—e — то же, что на рис. 1; 1 — лишайники, 2 — мхи, 3 — травы, 4 — кустарнички с преобладанием вересковых и водяники, 5 — дриада и карликовые ивы, 6 — *Betula nana*, 7 — ивы кустарниковые, 8 — древесные породы.

всестороннего познания закономерностей распространения и развития растительных группировок и выявления их роли в динамике биогеоценозов.

Ботанико-географические и геоботанические закономерности, выраженные языком цифр, приобретают большое производственное значение. Так, приводимые выше данные положены в основу организации кормовой базы северного оленеводства, представляющего важнейшую отрасль сельскохозяйственного производства на восточноевропейском севере (Немецкий нац. окр. и северная часть Коми АССР). Основные показатели, характеризующие кормовые запасы по подзонам, приведены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Запасы оленьих кормов по подзонам восточноевропейского севера (в воздушно-сухом состоянии)

	Арктическая тундра	Северная тундра	Южная тундра	Редколесная тундра	Редкостойные леса
Зеленые корма всего (в ц/га) . . .	6.4	10.5	6.9	6.4	6.8
В том числе (в %):					
разнотравье	35	15	5	4	4
листва ивы	—	47	32	22	15
листва березки	—	5	33	44	49
осоковые, злаки	65	33	30	30	32
Кустистые лишайники (ягель) всего (в ц/га)	0.1	0.9	2.7	4.2	3.0
Ягельные пастбища (в % от общей сухонутной площади) . . .	18	32	54	64	25

Из этих данных вытекают важные практические выводы. Несмотря на общее уменьшение фитомассы к северу, благодаря значительному увеличению ежегодно возобновляемой части ежегодного прироста в более северных подзонах создаются большие запасы зеленых кормов, особенно благоприятные по своему составу (преобладание разнотравья и листва ивы) для летнего питания северных оленей в подзонах северной и арктической тундр. Значительные запасы ягельных кормов, нужных для зимнего питания оленей, сосредоточиваются, наоборот, в более южных подзонах. Для рационального использования этих естественных кормо-

вых ресурсов необходима сезонная смена пастбищ с перекожевками оленьих стад на лето в северные районы тундры, на зиму — в лесотундру и лесную зону. Этот важный вывод некоторыми специалистами и организаторами производства игнорируется. Попытки организовать использование оленьих пастбищ, не считаясь с объективными закономерностями, привело на практике к плачевным результатам. Был нанесен существенный ущерб оленьим пастбищам и замедлено развитие оленеводства в колхозах и совхозах.

Данные о биологической продуктивности растительного покрова должны быть в полной мере использованы для научно обоснованных практических рекомендаций в части развития северного оленеводства и других отраслей хозяйства, базирующихся на использовании растительных ресурсов.

Выводы

Обширный материал по определению запаса фитомассы, собранный большим числом геоботаников на основе укосно-проектного метода, а также данные о темпах его восстановления и обновления, дали возможность охарактеризовать продуктивность растительного покрова восточно-европейского севера. Выявлен ряд особенностей, связанных с широтной зональностью в распределении растительности. Общее количество надземной фитомассы растений сокращается от северной окраины лесной зоны к побережью Ледовитого океана почти в 25 раз, составляя в подзоне редкостойных лесов 119.7 ц/га (в воздушно-сухом состоянии), а в подзоне арктических полупустынь — 4.9 ц/га. Масса ежегодного прироста также уменьшается, но в меньшей степени — с 11.8 до 2.7 ц/га (т. е. в 4.4 раза), причем в ее составе удельный вес однолетних зеленых органов с 44% увеличивается до 91%, а удельный вес древесины сокращается с 37 до 1—6%.

Количество ежегодно обновляемой части надземной фитомассы также неодинаково — с 10% в подзоне редкостойной тайги оно увеличивается до 65% в арктической полупустыне. При этом в изменении аспекта растительного покрова участвует в подзоне редкостойной тайги 4.4% общего запаса фитомассы, в арктической полупустыне — 60%. С этим связана более резкая смена сезонных аспектов в более северных подзонах.

Зональные изменения фитомассы у отдельных биологических групп растений имеют существенные особенности: а) важную роль в тундровой зоне играют те растения, которые дают максимум фитомассы именно в данной зоне, это арктические и аркто-альпийские многолетние травы, кустарнички и полукустарнички; кустарниковые ивы, кустистые лишайники; б) большое значение, особенно в южных подзонах, имеют те биологические группы, фитомасса которых увеличивается к югу и достигает максимума за пределами тундровой зоны — в зоне тайги; таковы субарктические и бореальные кустарнички и полукустарнички, карликовая береза, листостебельные мхи; в) в северных подзонах приобретают значение те биологические группы растений, фитомасса которых увеличивается к северу и достигает максимума за пределами тундровой зоны — накипные лишайники и печеночные мхи.

Данные о биологической продуктивности надземных сообществ должны быть положены в основу разработки рациональных методов хозяйственного использования растительных ресурсов.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1932). Подзоны тундр Северного края. Природа, 10. — Андреев В. Н. (1947). Геоботанические исследования Печорского севера в 1940—1946 гг. Сов. бот., 15, 4. — Андреев В. Н. (1954). Растительный покров восточно-европейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию. — Горьев А. А. (1956). Субарктика. — Лавренко Е. М., В. Н. Андреев и В. Л. Леонтьев. (1955). Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням. Бот. журн., 3. — Рамен-

ский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Сочава В. Б. и Б. Н. Городков. (1956). Арктические пустыни и тундры. Растительный покров СССР. Пояснительный текст «К геоботанической карте СССР», I.

Институт биологии Якутского
филиала СО АН СССР,
г. Якутск.

SPECIFIC FEATURES OF THE ZONAL DISTRIBUTION OF THE SUPERTERRANEAN MASS OF VEGETATION IN THE NORTHERN REGIONS OF EAST EUROPE

By V. N. Andreev

SUMMARY

The article comprises the results of the extensive two years studies of productivity of the vegetational cover of the Bolshezemelskaya, Malozemelskaya, Timanskaya and Kaninskaya tundras and also of the forests of the Mezen Basin carried out by a large group of botanists. A number of peculiar features in the distribution of vegetation were established, associated with the latitudinal zones of the vegetational cover. Practical recommendations are made concerning the economic utilization of the plant resources of this region.

УДК 581.9(574.3) : (252.5)

З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская

О БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАЙОНИРОВАНИИ
СТЕПНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНО-КАЗАХСТАНСКОГО
МЕЛКОСОПОЧНИКА

(Предварительное сообщение)

С 2 рисунками

(Получено 4 V 1966)

Z. V. KARAMYSEVA AND E. I. RACHKOVSKAYA. ON THE
PHYTOGEOGRAPHICAL REGIONS IN THE STEPPE PART OF THE CENTRAL
KAZAKHSTAN «MELKOSOPCHNIK» (HILL-PLAIN) (PRELIMINARY RESULTS)

Работы по ботанико-географическому районированию территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника (Ц. К. М.) были начаты еще в Биокомплексной экспедиции БИН и ЗИН АН СССР. В течение 4 лет (с 1957 до 1961 г.) на Терсацканском сухостепном и Жана-Аркинском пустынно-степном стационарах проводились комплексные зоолого-ботанические исследования.¹ Для обоснования типичности выбранных стационаров и выяснения возможности распространения на окружающие территории тех результатов исследований растительности и животного населения, которые получены при стационарных работах, были осуществлены маршрутные поездки, в результате которых создано ботанико-географическое районирование западной сниженной части Ц. К. М. (от 45 до 51° с. ш. и от 66 до 72° в. д.). При районировании была уточнена южная граница Евразийской степной области, границы полос I и II порядка, выделено и охарактеризовано 3 округа и 23 района.² Рубежи более высоких единиц районирования на этом этапе работ не уточнялись, поскольку изучаемая территория была невелика.

Естественным продолжением этих исследований явились работы Восточно-Казахстанской экспедиции БИН АН СССР (1964—1965 гг.), основной задачей которой было проведение ботанико-географического районирования территории всего Ц. К. М. в пределах Евразийской степной области (до границ с Алтаем, Зайсанской котловиной и Тарбагатаем). Созданная по материалам многочисленных маршрутных поездок (рис. 1) схема районирования была увязана на севере со схемой природного районирования Северного Казахстана (Природное районирование Северного Казахстана,

¹ Ботанические материалы этих исследований опубликованы в многочисленных статьях и в ряде сборников — «Программно-методические записки по геоботаническому и биокомплексному изучению степей и пустынь Центрального Казахстана», 1960; «Материалы Казахстанской конференции по проблеме „Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение“, 1961; «Биология и экология растений целинных районов Казахстана», Тр. БИН, сер. III, вып. 17, 1965.

² Ботанико-географическое районирование западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника публикуется в сборнике «Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана» (в печати).

1960), а на западе — с разработанной нами ранее схемой ботанико-географического районирования.

Расширив территорию исследования и охватив целиком крупный природный регион, мы смогли решить вопрос о рубежах ботанико-географических регионов более высокого ранга, чем полоса I и II порядка, а именно высказать свою точку зрения о провинциальном и подпровинциальном расчленении территории степной области Казахстана. Кроме того, на примере крупного природного региона удобно было обсудить и некоторые вопросы теории ботанико-географического районирования.

1) Вопрос о соотношении ботанико-географического и природного районирования (другими словами, вопрос о совпадении или несовпадении рубежей различных типов районирований). Как известно, в некоторых работах геоботаников в последние годы (Куминова, 1960; Билик та Брэдис,

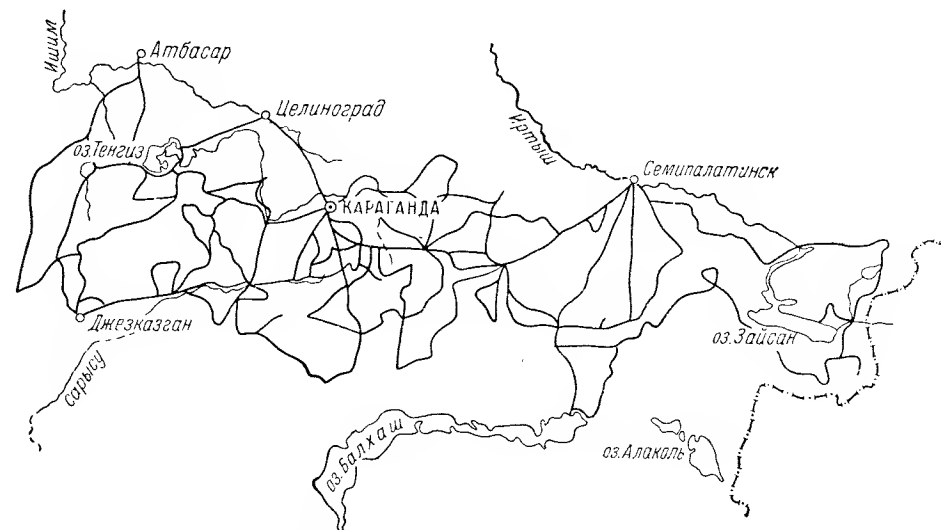


Рис. 1. Карта маршрутов, проделанных на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника с целью его ботанико-географического районирования.

1962; Куваев, 1962, и др.) отчетливо проявляется тенденция поставить знак равенства между этими типами районирований и использовать для ботанико-географического районирования единицы природного (физико-географического) районирования. При этом обычно ссылаются на идеи, высказанные В. Б. Сочавой в работе 1955 г. Однако еще с момента выхода в свет «Геоботанического районирования» (1947) существует точка зрения, значительно отличающаяся от воззрений В. Б. Сочавы, развитая в многочисленных работах Е. М. Лавренко (1950, 1958, 1960, 1965, и др.). Лавренко продолжал следовать выдвинутому в «Геоботаническом районировании» (1947) положению о самостоятельности и своеобразии ботанико-географического районирования, и потому схемы районирования Палеарктики и отдельных ее частей, построенные им на учете признаков самого растительного покрова (а не условий его существования), по объему некоторых единиц отличаются от физико-географического районирования. На примере крупного природного региона (Ц. К. М.) можно было бы обсудить применяемые различные принципы и подходы к проблеме ботанико-географического районирования.

2) Вопрос о путях районирования территории, своеобразной в геоморфологическом отношении, каковой является Ц. К. М. Эта территория представляет собой чередование низгорий высотой до 1500 м, мелкосопочника и мелкосопочных равнин, и нужно было определить, возможно ли проводить районирование ее как равнинной страны. Такой подход был обоснован М. А. Голубцом и др. (1964) при районировании невысоких разрушенных гор с плавной высотной поясностью (типа Кар-

пат), для которых оказывается непригодным секторальный принцип районирования, разработанный Е. В. Шифферс (1946) и И. И. Тумаджановым (1963) для Кавказа.

3) Были уточнены определения некоторых таксономических единиц, предложенные в «Геоботаническом районировании» (1947) (провинция и подпровинция), а также заново дано определение района.

Схема ботанико-географического районирования Ц. К. М., представленная на рис. 2, создана на основе главным образом собственных материалов с использованием некоторых литературных данных по географии почвенного покрова, геологии и геоморфологии. Эта схема существенно отличается от имеющихся для данной территории схем районирования. До работ нашей экспедиции предшествовавшими ботаниками было разработано 5 схем районирования Казахстана (Крашенинников, 1925; Герасимов и Крашенинников, 1933; Геоботаническое районирование, 1947; Соболев, 1950; Рубцов, 1952). Первые две схемы были учтены в «Геоботаническом районировании» (1947). Последующие схемы Л. А. Соболева и Н. И. Рубцова не вносят существенных изменений. В работе Н. И. Рубцова (1952) для Ц. К. М. сделано одно правильное уточнение: разделена на 2 округа территория от оз. Тенгиз до Семипалатинска. У Л. А. Соболева (1950) неверно проведены зональные границы, но правильно выделяются равнинно-степной Приишимский и Чингизтавский районы. Интересна и, с нашей точки зрения, удачна схема флористического районирования Казахстана, опубликованная в I томе «Флоры Казахстана» (1956). С намеченными в ней границами флористических районов для Ц. К. М. можно согласиться, хотя при их выделении не учитывались зональные и подзональные рубежи.

Последняя схема зонального расчленения опубликована Б. А. Быковым (1966). К большому сожалению, данная схема очень неточно отражает картину зональности в связи с тем, что в ней не учтены последние работы по географии растительного и почвенного покрова Казахстана, на которых зональные и природные рубежи имеют более правильное очертание («Природное районирование Северного Казахстана», 1960; Атлас Кустанайской области, 1963; Атлас Целинного края, 1964; Редков, 1964; Евстифеев, 1966).

Проводя ботанико-географическое районирование, мы приняли следующие теоретические положения. Под ботанико-географическим районированием мы понимаем разделение и всесторонний анализ участков земли (регионов), занятых растительностью, характеризующейся известным единством в экологическом, морфологическом, биологическом отношении и единообразными связями растительного покрова со средой.¹ Это разделение проводится с учетом истории формирования растительности, тесно связанной с палеогеографией территории.

Нами принята следующая система субординационных единиц районирования: доминион, область, провинция, полосы (I и II порядка), округ, район. Объем и определения этих единиц (за исключением района) сформулированы в «Геоботаническом районировании» (1947) и в работах Е. М. Лавренко (1950, 1960, 1962). Объем понятия доминион мы принимаем в трактовке Лавренко, считая, что обследованная нами территория расположена в пределах Голарктического доминиона.

В понимании области мы придерживаемся определения этой единицы, сформулированной в «Геоботаническом районировании» (1947), где «область» выделяется как территория, характеризующаяся преобладанием на плакорах определенного типа растительности. Однако в дальнейшем

¹ В понимании ботанико-географического районирования мы придерживаемся точки зрения Е. М. Лавренко (1943, 1950, 1960, 1962), который является сторонником объединения геоботанического (основанного на признаках растительного покрова) и флористического районирования в единое (синтетическое) ботанико-географическое районирование, органически объединяющее флористические (совокупность видов) и геоботанические (совокупность ассоциаций) моменты, «ибо флора и растительность реализуются в природе в едином явлении растительного покрова Земли» (Лавренко, 1943: 33).

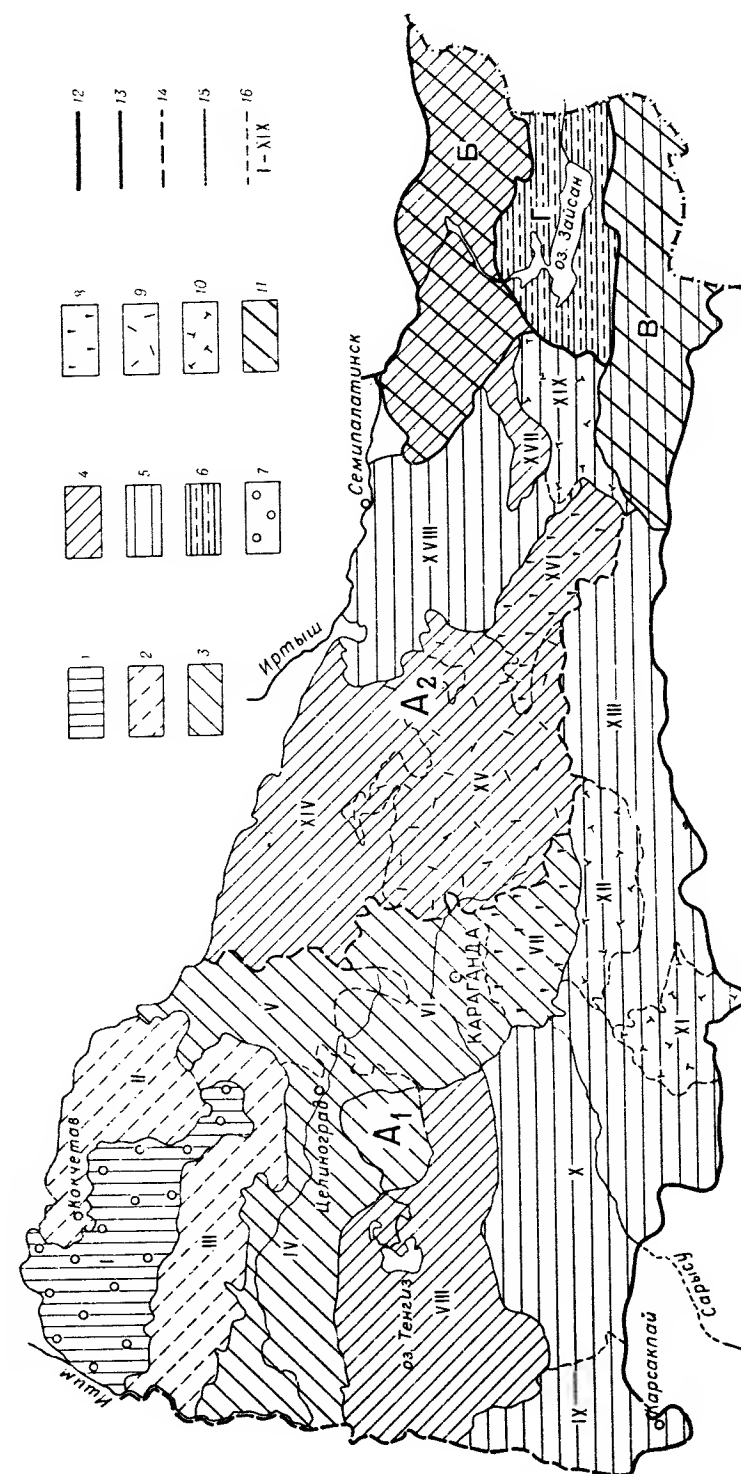


Рис. 2. Схема ботанико-географического районирования Центрально-Казахстанского мелкосопочника.

Л Е Г Е Н Д А

Евразийская степная область

А — Казахская провинция

А₁. Центрально-Казахская подпровинция

Пояс лесостепи

I. Кокчетавский лесостепной округ мелкосопочника и низогорий с богаторазнотравно-морковниково-красноковыльными степями на обыкновенных суглинистых черноземах и массивами осиново-березовых, березово-сосновых и сосновых лесов.

Полоса разнотравно-ковыльных степей

II. Коксентгирсорский равнинно-мелкосопочный округ разнотравно-ковыльных и разнотравно-овсецово-красноковыльных степей на южных маломощных, местами солонцеватых черноземах; III. Пришимский увалисто-равнинный (с массивами мелкосопочника) округ разнотравно-красноковыльно-ковыльковых степей на южных карбонатных черноземах.

Северная полоса сухих типчаково-ковыльных степей

IV. Атбасарский равнинный (с отдельными массивами мелкосопочника) округ кальцефитных вариантов типчаково-ковыльковых степей на темнокаштановых карбонатных почвах; V. Селетинский равнинно-мелкосопочный (с массивом низогорий) округ типчаково-овсецово-ковыльных степей на темнокаштановых маломощных, преимущественно солонцеватых почвах; VI. Прикарагандинский равнинно-мелкосопочный округ сочетаний карбонатных и петрофитных вариантов типчаково-ковыльных степей на темнокаштановых почвах; VII. Карашокийский низогорно-мелкосопочный округ разнотравно-овсецовых и разнотравно-овсецово-красноковыльных степей по склонам низогорий и мелкосопочника и типчаково-ковыльных степей на мелкосопочных равнинах на темнокаштановых почвах.

Южная полоса сухих типчаково-ковыльных степей

VIII. Тенгизский равнинно-мелкосопочный округ ксерофитно-разнотравно-типчаково-ковыльковых степей на каштановых почвах равнин и кустарниковых полынно-тырсовых и песчаноковыльных степей в мелкосопочнике.

Полоса опустыненных полынно-типчаково-ковыльных степей

IX. Удутаевский низогорный округ полынно-ковыльных степей на светлокаштановых почвах в сниженных предгорьях и петрофитных вариантах сухих и разнотравных степей по склонам высокого мелкосопочника и низогорий; X. Верхне-Сарысуевский сниженно-мелкосопочный округ тонковатополынно-ковыльковых и тырсыковых степей на мелкосопочных равнинах и петрофитных вариантах полынно-ковыльных степей с кустарниками на светлокаштановых щебнистых почвах; XI. Копальско-Ортаевский низогорный округ петрофитных вариантов полынно-тырсыковых кустарниковых степей, полынно-типчаковых, петрофитнополынных и тимьянниковых сообществ и разнообразных кустарниковых зарослей (из р. *Caragana*) на склонах низогорий; XII. Кызыл-Таскский округ высокого мелкосопочника и низогорий с полынно-ковыльковыми степями на светлокаштановых почвах в мелкосопочнике и овсецовыми сухими степями по склонам низогорий; XIII. Агадырско-Аягузский мелкосопочно-равнинный округ полынно-тырсыковых степей и сублессингиановополынных сообществ на светлокаштановых щебнистых почвах.

А₂. Восточно-Казахская подпровинция

Южная полоса сухих типчаково-ковыльных степей

XIV. Экибастузский равнинно-мелкосопочный округ караганово-типчаково-тырсовых и караганово-типчаково-тырсыковых степей на каштановых почвах; XV. Каркаралинский мелкосопочно-низогорный округ разнотравно-овсецово-красноковыльных, морковниково-красноковыльных и луговых степей на горнокаштановых почвах с массивами сосновых, березово-сосновых лесов в низогорьях и караганово-типчаково-тырсовых степей в мелкосопочнике и по мелкосопочным равнинам на каштановых щебнистых почвах; XVI. Чингизтаевский низогорный округ кустарниково-типчаково-ковыльных и разнотравно-ковыльных степей на горнокаштановых почвах; XVII. Жарминский низогорный округ типчаково-ковыльных и овсецовых степей на горнокаштановых почвах.

Полоса опустыненных полынно-типчаково-ковыльных степей

XVIII. Присемиопатинский равнинно-мелкосопочный округ кустарниково-полынно-ковыльных степей на светлокаштановых щебнистых почвах и галофитной комплексной растительности на засоленных равнинах; XIX. Прикокпектинский мелкосопочный округ с массивами низогорий с кустарниковыми полынно-ковыльными степями на светло-

следовало бы выработать определение «области» как особой совокупности типов растительности, присущей только определенной территории, не акцентируя внимание на растительности плакоров, так как и неплакорные типы растительности также своеобразны для каждой области и связаны исторически с развитием данной территории. Область характеризуется особенностями состава флоры.

Провинции по «Геоботаническому районированию СССР» (1947) отличаются видовым составом основных ценозообразователей плакорных формаций, а подпровинции составом согосподствующих видов в ассоциациях плакорных формаций. При разграничении провинций и подпровинций, по нашему мнению, необходимо также принимать во внимание не только растительность плакорных местообитаний, но и внеплакорную растительность, т. е. весь набор типов растительности, которые часто сукцессионно связаны друг с другом, развиваются совместно на данной территории и отражают ее определенную историю (палеогеографию).¹ Различия провинциального ранга (кроме сформулированных в 1947 г.) состоят в появлении новых типов внеплакорной растительности и новых формаций как плакорных, так и неплакорных. Для выделения подпровинций необходимо учитывать изменение географических вариантов плакорных формаций, а именно изменения в составе согосподствующих и характерных видов, вызванные не широтно-зональными, а флороценогенетическими причинами.

Подпровинции характеризуются также изменением роли тех или иных формаций и типов растительности в растительном покрове. В пределах провинции выделяются полосы I и II порядка (природные подзоны). Полосы I и II порядка различаются по структурным особенностям плакорных растительных сообществ. Полосы I порядка характеризуются классами ассоциаций, свойственных данной провинции формаций. Например, классы ассоциаций разнотравных, сухих и опустыненных степей среди красноковыльной, ковыльковой и тырсыковой формаций отличают полосы I порядка в степной части Казахстана. Для полос II порядка характерно господство на плакорах сообществ определенных групп ассоциаций, свойственных провинции формаций. Например, в Казахстане полоса I порядка (подзона) сухих типчаково-ковыльных степей разделяется на 2 полосы II порядка: типчаково-ковыльковых степей на темнокаштановых почвах и ксерофитно-разнотравно-типчаково-ковыльковых степей на каштановых почвах.

Низшие единицы районирования — район и округ — очень близки между собой по принципам их выделения. Как при выделении округа, так и района, принимается во внимание сочетание ассоциаций определенных формаций и даже типов растительности, типов серий, комплексов или

¹ На некоторых территориях, например в Ц.К. М., часто преобладающей является не плакорная растительность, а петрофитные ее варианты на щебнистых и каменистых почвах.

(Продолжение легенды)

каштановых почвах мелкосопочника и петрофитными вариантами тырсовых, овсецовых и красноковыльных степей в низогорьях.

Б — Колбинско-Южно-Алтайская провинция

В — Тарбагатайско-Саурская провинция.

Сахаро-Гобийская пустынная область

Г — Зайсанский округ Джунгарской провинции

Штриховка: 1 — пояс лесостепи; 2 — полоса разнотравно-ковыльных степей; 3 — северная полоса сухих типчаково-ковыльных степей; 4 — южная полоса сухих типчаково-ковыльных степей; 5 — полоса опустыненных полынно-ковыльковых и полынно-тырсыковых степей; 6 — пустыня; 7 — вертикальный пояс лесостепи; 8 — фрагменты вертикального пояса разнотравно-красноковыльных и разнотравно-овсецовых степей; 9 — фрагменты вертикального пояса разнотравно-красноковыльных, разнотравно-овсецовых и горных луговых степей; 10 — фрагменты вертикального пояса типчаково-ковыльных сухих степей; 11 — горные округа с лесным поясом, поясом горных тундр, альпийских и субальпийских лугов. Границы: 12 — ботанико-географических областей; 13 — провинций; 14 — подпровинций; 15 — полос I и II порядка; 16 — границы и номера округов.

экологических рядов сообществ в зависимости от факторов внешней среды. Но значимость этих факторов может быть неодинаковой в смысле их влияния на растительность. Критерии для выделения этих единиц могут быть разными в разных ботанико-географических областях или местных условиях.

Основное значение при выделении округа имеют связи растительности с особенностями геоморфологического строения территории (типом рельефа). При выделении района в Ц. К. М. наиболее существенные особенности растительности определяются геологическим строением (литологией почвообразующих пород). Этот фактор внешней среды и положен в основу выделения районов в связи с тем, что в условиях засушливого климата физико-химические свойства пород определяют водный и солевой режимы почв и тем самым специфику растительности.

В пределах района совмещаются все рубежи компонентов физико-географической среды: единый тип рельефа, единообразие сочетаний растительных ассоциаций, составляющих экологические или эколого-эрозионные ряды, и соответствующие им ряды почвенных разновидностей. Ботанико-географический район, как правило, совпадает с ландшафтом физико-географов. Ландшафтоведы (Исаченко, 1955) отмечают, что в пределах района (ландшафта) совмещаются рубежи многих частных районирований, чего нельзя сказать о единицах более высокого ранга.

Флористические отличия между районами в пределах одного округа, как правило, невелики и определяются главным образом наличием или отсутствием экологически подходящих субстратов, в то время как между округами имеются значительно большие флористические отличия, связанные с различием в истории формирования и развития территории.

Обсудим некоторые результаты наших работ по ботанико-географическому районированию Ц. К. М.

1. Пересмотрены представления о подпровинциальном расчленении территории Центрального Казахстана. Согласно «Геоботаническому районированию» (1947), весь Ц. К. М. относился к Восточно-Казахстанской подпровинции Казахской провинции Евразийской степной области, причем западная граница Ц. К. М. совпадала с границей подпровинции. Нами намечен новый рубеж, который проходит к западу от Каркаралинских гор и разделяет Восточно-Казахстанскую подпровинцию на 2 части: Центрально-Казахстанскую и Восточно-Казахстанскую в собственном смысле слова, которые мы трактуем как подпровинции. Кратко охарактеризуем особенности растительности и флоры этих двух подпровинций, обращая главным образом внимание на отличия.

Центрально-Казахстанская подпровинция занимает западную сниженную часть Ц. К. М. Господствующими на плакорах (особенно в полосе сухих и отчасти пустынных степей) являются сообщества ковылковой формации (*Stipeta lessingiana*): типчаково-ковылковые (*Stipa lessingiana*+*Festuca sulcata*), ксерофитноразнотравно-типчаково-ковылковые (*Stipa lessingiana*+*Festuca sulcata*+*Tanacetum achilleifolium*+*Linum tatarica*) на темнокаштановых и каштановых почвах и тонковатополынно-типчаково-ковылковые (*Stipa lessingiana*+*Festuca sulcata*+*Artemisia gracilescens*) на светлокаштановых почвах. Широкое распространение имеют сообщества полукустарничковых галофитов (из формации *Atriplicetia canae*, *Artemisia pauciflora*) и их комплексы, проникающие далеко на север по засоленным речным долинам и озерным котловинам. Своеобразным сочетанием растительных сообществ (главным образом серийных из тырсовой и ковылковой формации) характеризуются участки с близким залеганием и выходами на поверхность третичных гипсоносных глин, составляющих специфику растительного покрова этой подпровинции. Наблюдаются отличия в видовом составе кустарников, принимающих участие в формировании кустарниковых степей и кустарниковых зарослей на каменистых и щебнистых местообитаниях в этих двух подпровинциях. На западе в полосе сухих степей преобладают кустарниковые степи со *Spiraea hypericifolia*, на востоке — с *Caragana pu-*

mila, проникающей и в полосу опустыненных степей; в полосе опустыненных степей в Центрально-Казахстанской подпровинции распространены полынно-ковылковые степи с *Caragana balchaschensis*.

Флора Центрально-Казахстанской подпровинции характеризуется значительной бедностью по сравнению с Восточно-Казахстанской; в пределы последней еще заходят некоторые виды с Алтая, Тарбагатай и из Монгольско-Даурской провинции. С другой стороны, на западе встречаются виды, распространенные в Мугоджарско-Тургайской подпровинции.

Восточно-Казахстанская подпровинция занимает центральную и восточную возвышенную часть Ц. К. М. Для этой подпровинции характерно господство караганово-холоднополынно-тырсовых (*Caragana pumila*—*Stipa capillata*+*Artemisia frigida*) и караганово-тырсовых степей на темнокаштановых и каштановых почвах делювиально-пролювиальных равнин и мелкосопочника. Эти степи имеют большое сходство со степями Даурско-Монгольской провинции, в них также встречаются такие виды, как *Potentilla acaulis*, *Veronica pinnata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida* и др., а господствующие виды *Stipa capillata* и *Caragana pumila* замещаются на востоке в Даурско-Монгольской провинции близкородственными видами *Stipa decipiens* и *Caragana pygmaea*.

Особенности палеогеографии этой территории обусловили распространение здесь главным образом незасоленных щебнистых субстратов, на которых господствуют разнообразные сообщества кустарниковых степей из формации тырсовых (*Stipeta capillatae*), киргизскоковыльных (*Stipeta kirghisorum*) и овсецовых (*Helictotricheta desertorum*) степей. Проникновение овсецовых степей в подзону сухих и пустынных степей на склоны высоких мелкосопочников и большое разнообразие групп ассоциаций и ассоциаций этой формации составляет специфику Восточно-Казахстанской подпровинции.

В сложении кустарниковых степей и зарослей кустарников здесь принимают участие виды р. *Caragana* (*C. pumila*, *C. frutex*) и *Spiraea* (*S. hypericifolia*, *S. crenata* и редко *S. trilobata*) (Карамышева, 1961; Сафронова, 1966).

Сообщества полукустарничковых галофитов занимают в этой подпровинции очень небольшие площади. Своеобразие растительного покрова состоит также в распространении фрагментов вертикального пояса горных луговых степей (с участием *Carex pediformis*, *Papaver nudicaule*) на вершинах и склонах низкогорий (горы Кент, Каркаралинские, Куу) и петрофитно-разнотравных сообществ с участием *Androsace ovczinnikovii* из подсекции *Villosae* (*Androsace villosa* s. ampliss.), *Ptilotrichum canescens*, *Eritrichium rupestre*, *Oxytropis chionobia* и др., имеющих широкое распространение на вершинах высокого мелкосопочника.

Что же касается разнотравно-красноковыльных, морковниково-красноковыльных степей на равнинах в Центрально-Казахстанской подпровинции и таких же типов степей на склонах низкогорий и высокого мелкосопочника (фрагментов высотного пояса), то они очень сходны между собой. То же самое можно сказать и относительно ковылковых степей на карбонатных глинистых местообитаниях, которые в этих подпровинциях представлены лишь разными ассоциациями. Распространение этих степей является особенностью всей Казахской провинции.

Флористически Восточно-Казахстанская подпровинция значительно богаче видами как за счет некоторых элементов Даурско-Монгольской провинции (см. ранее), так и растений, заходящих с Алтая (например, *Coluria geoides*, *Stipa sibirica*, *Spiraea trilobata* и др.), а также горных луговых видов и бореальных лесных видов, распространенных во влажных березовых и черноольховых (г. Баян-Аул) лесах и на лугах. На этой территории проходят крайние западные рубежи некоторых видов (*Potentilla acaulis*, *Veronica pinnata*, *Coluria geoides*, *Stipa sibirica*, *Spiraea trilobata*, *Ptilotrichum canescens* и др.), а также находится область доминирования таких видов, как *Caragana pumila*, редко заходящей западнее.

В недавно опубликованной работе Б. А. Быкова (1966) проведенный нами рубеж между Центрально-Казахстанской и Восточно-Казахстанской подпровинциями отчасти намечается в качестве рубежа Казахстанско-Алтайской кустарниково-степной фратрии (на территории сухих степей). Но этот рубеж мало обоснован флористически и фитоценологически, а ареалы некоторых степных видов «восточной группы» неверны (например, *Astragalus arkalycensis* и *Pedicularis achilleifolia* продвигаются далеко на запад в Центрально-Казахстанскую подпровинцию).

2. Прделанные нами в полевой период 1965 г. маршруты в Колбинский хр., Южный Алтай, Зайсанскую котловину, Саур, Тарбагатай и подробное ознакомление с монографией о растительном покрове Тарбагатай Е. Ф. Степановой (1962) дало нам возможность сравнить растительный покров вышеперечисленных территорий с Центрально-Казахстанским мелкосопочником. В «Геоботаническом районировании» (1947) эти территории, как и многие другие горные страны, выделялись на ранге горных округов в Казахстане провинции. Мы считаем, что следует пересмотреть ранг рубежей, отделяющих степи Центрально-Казахстанского мелкосопочника от степей Тарбагатай и Саура, а также от Колбинского хребта и Южного Алтая и выделять самостоятельные провинции Колбинско-Южно-Алтайскую и Тарбагатайско-Саурскую.

Для Т а р б а г а т а й с к о - С а у р с к о й п р о в и н ц и и в сравнении с обследованными нами территориями Казахстанской провинции характерно большее богатство флоры. Только в небольшом по площади хребте Тарбагатае, по данным Е. Ф. Степановой (1962), отмечено 1640 видов. На обширной территории Казахстанской провинции в пределах мелкосопочника насчитывается 1600 видов.¹ В Тарбагатае появляется много новых типов растительности и соответственно новых формаций, не встречающихся на территории мелкосопочника. К ним следует отнести: а) появление в предгорьях особого кустарникового пояса, в строении кустарниковых зарослей которого принимают участие *Amygdalus ledebouriana*, *Rosa spinosissima*, *Daphne altaica*, *Calophaca howenii*, *Caragana frutex*; в этом же поясе встречаются яблоневые леса из *Malus sieversii*; б) субальпийский пояс представлен гераниевыми (*Geranium collinum*, *G. pseudosibiricum*, *G. albiflorum*), манжетковыми (*Alchimilla cyrtopleura*, *A. rubens*, *A. sibirica*) и разнотравно-злаковыми крупнотравными лугами (*Alopecurus songoricus*, *Dactylis glomerata*, *Rhaponticum carthamoides*, *Saussurea frolovii*, *Aconitum songoricum*, *Lilium martagon*) и др.; в этом же поясе встречаются своеобразные степи из *Agropyrum propinquum* и *Helictotrichon asiaticum*; в) в альпийском поясе господствуют кобрезники (*Cobresia smirnovii* и *C. bellardii*).

В Сауре появляются леса из *Larix sibirica*.

Общие с Ц. К. М. степные формации красноковыльных, ковыльковых и тырсовых степей представлены другими географическими вариантами ассоциаций и групп ассоциаций. Так, например, во многих сообществах указанных формаций в качестве соэдификатора или характерного вида участвует *Calophaca howenii* — растение, связанное в своем распространении преимущественно с Тарбагатаем.

Для К о л б и н с к о - Ю ж н о - А л т а й с к о й п р о в и н ц и и также характерно увеличение флористического богатства. В Колбинском хребте в сравнении с низкогорьями Ц. К. М. хорошо выражен кустарниковый пояс (а при его уничтожении на его месте появляются субальпийские луга — преимущественно разнообразные сообщества с господством *Dactylis glomerata*, гераниевые и манжетковые луга).

¹ Предварительные подсчеты количества видов, сделанные по личным сборам, указаниям «Флоры Казахстана», проверенным по гербариям БИНа, дали следующие результаты: общее количество видов — 1600; семейства с наибольшим количеством видов располагаются в следующем порядке: *Compositae* — 224 в., *Leguminosae* — 130 в., *Gramineae* — 113 в., *Cruciferae* — 104 в., *Chenopodiaceae* — 102 в.

Значительные изменения в видовом составе в этой провинции претерпевают степные сообщества господствующих в Европейско-Казахстанской подобласти формаций — красноковыльной, ковыльковой и тырсовой.

Большое распространение в степном поясе гор получают красноковыльники с обилием *Iris* sp. и *Coluria geoides*. Для нижней части степного пояса гор характерны ковыльковые степи с обилием *Ferula songorica*. В Нарымском хребте Южного Алтая появляются лиственничные, кедровые и пихтовые леса, которые сменяются в высокогорьях субальпийскими лугами, зарослями *Betula rotundifolia* с горнотундровыми сообществами из *Dryas oxyodonta* и *Carex stenocarpa*.

Естественно, что появление новых типов растительности и новых формаций в этих провинциях обусловлено абсолютными высотами местности. Большое богатство видов связано с непосредственным контактом территории Колбинско-Южно-Алтайской провинции с бореальной областью Алтая. Во флоре Тарбагатай много алтайских, джунгарских и тьянь-шаньских видов, не участвующих в сложении растительного покрова Ц. К. М.

3. Внесены некоторые изменения в схему зонального расчленения исследованной территории. Во-первых, выявлены существенные отличия последовательности смены полос I порядка, ширины полос на западе и востоке (см. рис. 2). На западе отмечается относительно правильный ряд широтной смены, от разнотравно-ковыльных до опустыненных степей (незначительное нарушение вносит Кокчетавская возвышенность, по которой на юг продвигается лесостепь). На востоке расположение полос носит меридиональный характер, что можно связать с воздействием рельефа — наличием здесь больших массивов низкогорий, изменяющих климатические показатели.¹ На востоке полоса опустыненных степей оказалась не сплошной, а как бы разорвана на 2 части — Присемипалатинский и Агадырско-Аягузский округа опустыненных степей разделены Чингизтавским округом сухих степей, продвигающихся далеко на юг по склонам хр. Чингизтау. К западу от Семипалатинского округа опустыненных степей лежит полоса южных вариантов сухих степей на каштановых почвах.

Несмотря на то что в Каркаралинском и Чингизтавском округах располагаются массивы низкогорий, к склонам которых приурочены разнотравно-красноковыльные и разнотравно-овсецово-красноковыльные степи на черноземах, сочетающиеся с сосновыми лесами, широкие межсочные долины заняты здесь южными вариантами сухих степей — караганово-холоднопопынно-тырсовыми степями на каштановых почвах. Разнотравно-ковыльные степи занимают здесь такие небольшие территории, что выделить их оказалось возможным только в ранге районов.

К западу от южной полосы сухих степей (Каркаралинского, Экибастусского и Чингизтавского округов) лежит полоса северных вариантов сухих степей на темнокаштановых почвах. Северные типы сухих степей продвигаются здесь далеко на юг, хотя общие высоты здесь ниже, чем в округах, лежащих восточнее. По-видимому, это можно объяснить лучшим увлажнением этих территорий, так как западные и юго-западные ветры, несущие осадки, задерживаются массивами низкогорий.

Кроме уточнения зональности, было проведено более детальное расчленение полос I порядка.²

На западе полоса I порядка сухих степей разделяется на 2 полосы II порядка: типчаково-ковыльковых степей на темнокаштановых почвах и

¹ Просмотр карт в «Климатическом атласе СССР» (1960), к сожалению, очень мелкомасштабных, показал, что линии многих климатических показателей меняют широтное направление на меридиональное к востоку от Караганды, но четкого совпадения их с нашей границей пока проследить не удалось.

² Поскольку районирование северной части Ц. К. М. в пределах полосы разнотравно-ковыльных степей было проведено ранее и опубликовано в книге «Природное районирование Северного Казахстана» (1960), мы ограничимся характеристикой полос I порядка сухих и опустыненных степей.

ксерофитноразнотравно-тинчаково-ковыльковых степей на каштановых почвах. Граница, разделяющая эти 2 типа степей, довольно хорошо увязывается с почвенной границей (Редков, 1964; Евстифеев, 1966). В полосе I порядка опустыненных степей распространены 2 зональных типа степей: тонковатополынно-тинчаково-ковыльковые и тонковатополынно-тинчаково-тырсовые (часто комплексующиеся с тонковатополынными, чернополынными и кокнековыми сообществами). Ковыльковые степи тяготеют в своем распространении к северной части, а тырсовые — к южной части полосы и, вероятно, дальнейшими исследованиями можно будет выделить эти 2 полосы II порядка. Опустыненные степи сменяются на юге пустынями на бурых почвах.

В Восточно-Казахстанской подпровинции полоса I порядка сухих степей также разделена на 2 полосы II порядка: южных караганово-холмоногополынно-тырсовых и караганово-тырсовых степей на каштановых почвах и северных кустарниково-овсцово-тырсовых и тинчаково-ковыльковых на темнокаштановых почвах.

Таким образом, хотя и отмечены некоторые нарушения зональности на востоке в связи с низкотропными массивами, районирование этой территории проводится так же, как районирование равнин.

На территории Ц. К. М. выделено 19 округов, краткая характеристика которых содержится в легенде к карте. Районы на данной схеме не нанесены, так как некоторые районные рубежи еще подлежат уточнению при полевых работах в 1966 г. Предварительно выделено 165 районов.

Заканчивая краткий обзор работ нашей экспедиции следует остановиться на вопросе о том, является ли Ц. К. М. особой целью единицей ботанико-географического районирования или на этой единой в геоморфологическом отношении территории проходят существенные ботанико-географические рубежи?

Ц. К. М. (в соответствии с геоморфологической картой масштаба 1 : 4 000 000, 1960) рассекает важнейший в ботанико-географическом отношении рубеж между Евразийской степной областью и Сахаро-Гобийской пустыней, в связи с этим нельзя весь Ц. К. М. рассматривать как единицу высшего ранга ботанико-географического районирования.

Занадная граница мелкосопочника действительно является существенным подпровинциальным рубежом, отделяющим Мугоджаро-Тургайскую подпровинцию от Центрально-Казахстанской подпровинции. Северо-северо-восточная граница является лишь границей окружного ранга, ибо растительный покров прилегающей части Занадно-сибирской низменности очень сходен с растительным покровом мелкосопочных равнин и низкого мелкосопочника. На востоке Ц. К. М. смыкается с предгорьями Тарбагатай и Колбинского хребта,¹ но ботанико-географическая и геоморфологическая граница между этими природными регионами не совпадают. В юго-восточной части на территориях с типично мелкосопочным рельефом начинают господствовать степи с *Calophaca howenii*, характерные только для склонов Тарбагатай и его предгорий, а в западной части Колбинского хребта еще господствуют степи казахстанского типа, а не южноалтайского.

Таким образом, на примере Ц. К. М. подтверждается правильная мысль В. Б. Сочава о том, что рубежи частных районирований значимы для комплексного районирования, но нередко в качестве рубежей другого ранга (Сочава, 1962).

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Кустанайской области. (1963). — Атлас Целинного края. (1964). — Білик Г. І. та Е. М. Бадіс. (1962). Геоботаничне районування. Український ботанічний журнал, XIX, 4. — Биология и экология растений целинных районов Казахстана. (1965). Тр. БИП, сер. III (Геоботаника), 17. — Быхов Б. А. (1966). Вводный очерк флоры и растительности. В сб.: Растительный покров Казахстана, I. — Геоботаническое районирование СССР. (1947).

¹ В ботанико-географическом отношении эта граница является наиболее сложной; в предстоящем полевом сезоне мы планируем работы по ее уточнению.

Тр. Комисс. по естеств.-историч. районированию, II, 2. — Геоморфологическая карта СССР, м. 1 : 4 000 000. (1960). — Герасимов И. П. и И. М. Крашенинников. (1933). Почвенно-растительный покров. В кн.: Справочник по водным ресурсам СССР, 13, Северный Казахстан. — Голубец М. А., Г. В. Козий, К. А. Малиновский, И. М. Стойко. (1964). Геоботаническое районирование Украинских Карпат. Тез. докл. на межвуз. конф. по геоботанич. району. СССР, МГУ. — Евстифеев Ю. Т. (1966). Почвы Кустанайской области. В сб.: Почвы Казахской ССР, 6. Кустанайская область. — Исаченко А. Г. (1955). [Выступление на совещании по вопросам ландшафтоведения]. Изв. ВГО, 87, 5. — Карамышева З. В. (1961). О кустарниковых степях на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в подзоне сухих и пустынных степей). Тр. Инст. бот. АН КазССР, 11. — Климатический атлас СССР. (1960). Гл. упр. гидрометеослужбы при Совете Министров СССР. — Крашенинников И. М. (1925). Растительный покров Киргизской республики. Тр. Общ. изуч. Киргизского края, 6. — Куваев В. Б. (1962). Данные к определению Забайкалья как ботанико-географической единицы и его районирование. Тр. Вост.-Сиб. биол. инст., Ботаника, I. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. — Лавренко Е. М. (1943). Региональные исследования и картография растительности СССР за 25 лет (1917—1942). Изв. ВГО, 75, 5. — Лавренко Е. М. (1950). Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. Проблемы ботаники, I. — Лавренко Е. М. (1958). Успехи и основные задачи изучения ботанической географии СССР и сопредельных стран. Изв. АН СССР, сер. биол., 4. — Лавренко Е. М. (1960). О Сахаро-Гобийской пустынной ботанико-географической области и ее разделение. ДАН, 134, 1. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, XV. — Лавренко Е. М. (1965). Провинциальное разделение Центрально-азиатской и Прано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Бот. журн., 1. — Материалы Казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». (1961). Изд. АН СССР. — Природное районирование Северного Казахстана. (1960). Изд. АН СССР. — Программно-методические записки по геоботаническому и биоконкомплексному изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. (1960). Изд. АН СССР. — Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана (опыт комплексных зоолого-ботанических стационарных работ). (В печати). Изд. АН СССР. — Редков В. В. (1964). Почвы Целиноградской области. В сб.: Почвы Казахской ССР, 5. — Рубцов Н. И. (1952). Растительный покров Казахстана. В сб.: Очерки по физической географии Казахстана. — Сафронова И. Н. (1966). Степные кустарники и кустарниковые степи Северного и Центрального Казахстана. Автореферат диссерт. Л. — Соболев Л. А. (1950). Растительность и почвы как элемент ее местобитания. Физико-географическое районирование. В кн.: Казахстан. — Сочава В. Б. (1955). [Выступление на совещании по вопросам ландшафтоведения]. Изв. ВГО, 87, 5. — Сочава В. Б. (1962). Природное районирование Дальнего Востока. Доклад на секции природных условий и охраны природы Конференции по развитию производительных сил Дальнего Востока, Иркутск. — Степанова Е. Ф. (1962). Растительность и флора хребта Тарбагатай. — Тумаджанов Н. И. (1963). Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа (на примере Карачая). — Флора Казахстана. (1956—1966), I—IX. — Шифферс Е. В. (1946). К вопросам геоботанического районирования горных стран. Сов. бот., 5.

ON THE PHYTOGEOGRAPHICAL REGIONS IN THE STEPPE PART OF THE CENTRAL KAZAKHSTAN «MELKOSOPCHNIK» (HILL-PLAIN) (PRELIMINARY RESULTS)

By Z. V. Karamysheva and E. I. Rachkovskaya

SUMMARY

On the basis of the investigations of the Kazakhstan expedition of 1964—1965 in the steppe part of the Central Kazakhstan «Melkosopchnik» (C. K. M.): (1) a new scheme was elaborated for the establishment of phytogeographical regions with a more precise demarcation of the boundaries of the first- and second-order altitudinal horizons, of circuits; 19 circuits and 165 regions were established; (2) the earlier concepts of the division of the steppe part of C. K. M. into provinces and subprovinces were revised; the territory of the East-Kazakhstan subprovince (as it was treated in the book «Geobotanical Regioning», 1947) is divided into two subprovinces: the Central-Kazakhstan subprovince and the East-Kazakhstan proper subprovince, differing with respect to the predominating upland and non-upland formations and in the composition of their flora; (3) the rank of the boundaries separating the steppes of C. K. M. from the steppes of Kolbinskiy Range and Tarbagatay was revised.

The article comprises some considerations on the theory of phytogeographical regioning, namely, on the relationship of the phytogeographical and the natural regioning, on the span of some units of regioning and on the principles of regioning.

УДК 581.9 : (23.03) (235.24)

В. Н. Сипливинский

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЫСОКОГОРИЙ БАРГУЗИНСКОГО ХРЕБТА

(Получено 18 IV 1966)

V. N. SIPLIVINSKY. ANALYSIS OF THE FLORA OF THE HIGH-MOUNTAIN BELT OF BARGUZINSKY MOUNTAIN RANGE

В 1959 и 1961—1964 гг. я исследовал флору и растительность Баргузинского хребта. Обработка собранных материалов вылилась в диссертацию на тему «Флора высокогорий Баргузинского хребта и ее анализ». В данной работе конспективно излагаются наиболее достоверные из обобщений и выводов, сделанных при сравнительном анализе флористического списка Баргузинских высокогорий с флорой других горных систем.

Баргузинский хребет расположен между оз. Байкал на западе и двумя озерно-степными котловинами: Верхнеангарской на севере и Баргузинской на юго-востоке. Он составляет северо-восточную часть Прибайкалья и испытывает воздействие морского (по существу) климата озера. Гребень хребта, протянувшийся на 300 км вдоль берега озера, постепенно отклоняется от него на ССВ, где продолжается в Северо-Муйский хребет Станового нагорья, тяготея к последнему орографически.

Баргузинский хребет сложен архейскими гранитами и гнейсами с редкими пятнами кристаллических сланцев и известняков того же возраста (Оленев, 1953) и достигает высоты 2400—2600 м над ур. м. Его средняя часть, между истоками рр. Нестерихи и Б. Черемшаной на юге и Улигира и Л. Фролихи на севере, имеет асимметричные скаты — западный, полого спускающийся к Байкалу, и восточный, круто падающий в Баргузинскую котловину. Оба ската являются сложными системами троговых долин, верховья которых несут классические формы альпийского рельефа, свидетельствующие о недавнем оледенении, а низовья изменены эрозией. Примыкающая к этим альпам южная часть хребта, имеющая самостоятельное название Чивыркуйский голец, является пологоволнистым гольцовым плато, в края которого врезаются верховья рек, стекающих с гольца. Северная, более обширная часть хребта представляет плоскогорье, над которым возвышаются разрозненные группы островершинных гор — фрагменты альпийского рельефа среди гольцового плато. Следы бывшего оледенения здесь весьма многочисленны: троговый характер речных долин, моренные нагромождения, обилие озер с выпаханными в коренной породе ложами и островами в виде бараньих лбов.

Растительность хребта складывается из лесного и высокогорного поясов. На западной, байкальской, стороне предгорья покрыты лиственничными (*Larix sibirica* Ldb., *L. gmelinii* (Rupr.) Kuzen., *L. czekanowskii* Szafer) лесами с разрозненными и небольшими сфагновыми болотами; на южных склонах развиты сосняки. С высоты 700—800 м над ур. м. светлохвойные леса сменяются темнохвойной тайгой из кедра, пихты и ели, с разрознен-

ными и небольшими высокотравно-луговыми полянами. На восточной стороне хребта светлохвойные леса преобладают, тайга приурочена к тенистым склонам и долинам рек, на южных склонах лиственничники (*L. gmelinii*) поднимаются до лесного предела. На севере хребта, на отрогах, обращенных к Верхнеангарской котловине, лесной пояс нацело составлен этой же лиственницей с редкими пятнами сосняков.

Граница между поясами — верхний предел леса — вследствие охлаждающего воздействия Байкала проходит низко: 1100—1250 м над ур. м. в среднем на западной стороне и 1300—1400 м над ур. м. на восточной. К северу граница леса медленно повышается, так как сокращается акватория озера, а сам хребет отодвигается от него (Сипливинский, 1965). Климатическими особенностями Байкала объясняется совместное развитие двух разных типов высокогорной растительности: альпийско-лугового и гольцово-тундрового, замещающих друг друга географически (Толмачев, 1948). В долинах альпийской середины хребта, доступных воздействию влажных байкальских ветров, на границе леса формируются парковые березняки (*Betula lanata* V. Vassil., *B. baicalensis* Sukacz., *B. longilobata* Sipl. и др., а также их гибриды), субальпийские луга, выше — альпийские и нивальные луговины, богатая скальная флора. Тундровые сообщества в таких долинах представлены фрагментарно или отсутствуют совсем. Зато они преобладают в долинах, отгороженных от озера гребнями отрогов и безраздельно господствуют на плоскогорьях. На сухих склонах с хрящевато-щебнистой почвой и каменных россыпях большая ландшафтообразующая роль принадлежит кедровому стланнику и разнотравно-лишайниковым сообществам (пустошам в смысле Еленевского, 1940, и Тюлиной, 1948).

Обработка коллекции, собранной в 1959 и 1961—1964 гг. в высокогорьях Баргузина, выявила 465 видов высших растений, т. е. около четверти всей забайкальской флоры, состав которой, очевидно, не превышает 2000 видов. Высокогорья, следовательно, богаче флоры степей, которая, например, в Баргузинской котловине насчитывает 157 видов (Сергиевская, 1961), но беднее лесного пояса: в Баргузинском заповеднике для первого приводится 293 вида, для последнего — 485 (Каплин, 1962). Это, по-видимому, универсальные соотношения; данные по Алтаю (Куминова, 1960) их подтверждают.

Численность флоры Баргузинских высокогорий относительно велика, ибо она равна таковой Заилийского Алатау, расположенного на 11° южнее, и хотя существенно уступает Алтаю и Вост. Саяну,¹ но эта разница все же не столь значительна, если учесть размеры той и другой территории (табл. 1, показатель 3). Сравнение конкретных флор (табл. 1, 6) усложняет картину: в среднеширотных горах наиболее богаты Заилийский Алатау и Алтай, — сказывается разнообразие экологической обстановки и географическое положение. Но конкретные флоры Вост. Саяна, Баргузина и Верхоянского хребта удивительно близки. Справедливо допустить, что их численность отражает среднее богатство конкретных флор горных систем Вост. Сибири.

Самое поразительное в табл. 1 то, что маленький район Шведской Лапландии, уступая по числу видов Вост. Саяну с Алтаем, превосходит высокогорья таблицы в других отношениях, в том числе по конкретной флоре. Б. А. Мишкин (1953 : 83), рассматривая флору Хибин (368 видов) как конкретную, указывает, что 80% ее состава может быть собрано на одной горе Юкспор. Такая исключительная концентрация флоры в условиях нарушенной растительности Скандинавии отчасти объясняется обилием адвентивных и апомиктических видов.

¹ Выбор материала для сравнения Баргузинских высокогорий с другими всецело определялся наличием опубликованных сведений. Последние для флор горных систем Сибири представлены крайне скудно, отсюда сопоставление несоразмерных территорий. Это потребовало повышенной осторожности в интерпретации данных и в выводах.

ТАБЛИЦА 1
Сравнительные данные по флорам ряда высокогорий Евразии

Основные показатели	Среднеширотные высокогорья			Баргузинский хребет	Гипоарктические высокогорья		
	Зайлиский Алатау	Алтай	Вост. Саян		Шведская Лапландия (Lule Lappmark)	Урал	Верхоянский хребет (Сунтар-Хаята)
1. Общее число семейств	50	50	54	53	61	62	44
2. Общее число родов	189	194	205	197	311	245	128
3. Общее число видов	470	534	540	465	496	769	301
4. Пропорции флоры	1:3,8:9,4	1:3,8:10,7	1:3,8:10	1:3,7:8,8	1:5,1:8,1	1:4:12,4	1:2,9:6,8
5. Родовой коэффициент (%)	40	36	38	42	60,7	30,4	42,1
6. Конкретная флора (число видов)	419	365	299	293	399	287	298
7. Число семейств с 5 и более видами (то же в % от всей флоры)	21 (42%)	22 (44%)	25 (46%)	26 (49%)	24 (49%)	32 (51,7%)	15 (39%)
8. Число семейств с 4 видами (то же в % от всей флоры)	12 (24%)	10 (20%)	11 (20%)	14 (29%)	10 (16%)	14 (27,4%)	11 (27%)
9. Число родов с 5 и более видами (то же в % от всей флоры)	25 (13%)	29 (15%)	21 (10%)	17 (8%)	33 (10%)	35 (14,2%)	12 (9%)
10. Число родов с 4 видами (то же в % от всей флоры)	102 (54%)	99 (51%)	104 (50%)	111 (57%)	129 (41%)	123 (50%)	77 (60%)

Примечание. Данные таблицы собраны по источникам: Голоскоков, 1949; Горчаковский, 1950; Игошина, 1966; Каплин, 1962; Крылов, 1927—1949; Кумина, 1960; Малышев, 1965; Сергеевская, 1961—1964; Юрцев, 1963; Seelandet, 1950. Учеными также указаны А. В. Куминой, В. П. Голоскокова, Л. И. Малышева. В качестве районов конкретных флор приняты: для Зайлиского Алатау — высокогорья в бассейне р. Талгар, т. е. северный склон центральной и наиболее возвышенной части хребта; для Алтая — Северо-Алтайский высокогорный округ; для Вост. Саян — Удинский хребет, для Баргузинского хребта — высокогорья Баргузинского заповедника; для Шведской Лапландии — III участок Льюльской Лапландии; для Урала — высокогорья заповедника Денежкин Камень; для Верхоянского хребта — горный узел Сунтар-Хаята, исключая троп. р. Бургади.

Родовой коэффициент (отношение числа родов к числу видов, выраженное в процентах — Алехин, 1944 : 52), который я рассматриваю как показатель разнообразия флоры,¹ свидетельствует (табл. 1, 5) о большем разнообразии флоры Шведской Лапландии по сравнению с флорой Баргузинских высокогорий, об относительно высоком разнообразии последней в пределах среднеширотного пояса и полном соответствии по этим показателям флоры Верхоянского хребта. В то же время возрастание родового коэффициента свидетельствует об увеличении в составе флоры аллохтонных элементов (Толмачев, 1960). В этом смысле флора Баргузина представляется в большей степени составленной из пришлых видов, чем флора Алтая и Вост. Саяна. Высокогорья Гипоарктики в этом отношении различны, и к Баргузину ближе всего Сунтар-Хаята. Пропорции флоры (отношение числа семейств, принятого за единицу, к числам родов и видов — Алехин, 1944 : 51) среднеширотных гор близки между собой и с Баргузином, но больше, чем у гипоарктических флор. Сравнение их с пропорциями флоры СССР (17 520 видов которой относятся к 1676 родам, принадлежащим к 160 семействам, — Бобров, 1965 : 1381, — что дает отношение 1 : 10,5 : 108) свидетельствует, насколько мало разнообразие флор высокогорий.

Практически величина родо-видовых коэффициентов и пропорций флоры зависит от соотношений в ее составе семейств и родов, богатых и бедных в видовом отношении (табл. 1, 7—10), и непосредственно на них можно прийти к тем же самым выводам.

Изучение списка флоры Баргузинских высокогорий выявляет преобладание цветковых (423 вида — 90,6%)² над споровыми и голосеянными, причем двудольных (317 видов — 67%) втрое больше, чем однодольных (106 видов — 22,7%). Эти соотношения отражают положение данных групп в мировой флоре, но не вполне адекватно. На Баргузине и в других горных системах отношение однодольных к двудольным выглядит как 1 : 3 или близко к этому, тогда как данные по флоре земного шара и региональным флорам (Гроссгейм, 1936) дают отношение 1 : 4,5. Отсюда правомерность вывода о возрастании роли однодольных в высокогорьях.

Число и процент голосемянных (8 видов — 1,7%) на Баргузине как, по-видимому, и везде совершенно не вяжется с их ландшафтной ролью. Хвои, плауны и селягинелловые представлены крайне неравномерно; цифры, характеризующие их численность, не дают оснований для каких-либо заключений. Папоротников в высокогорьях Баргузина растет 20 видов (4,3%). Это — значительное число, так как во всем Забайкалье их 32 вида, в Якутии — 22 (Караваев, 1958), в Монголии — 14 (Грубов, 1955). Если учесть, что в высокогорном Зайлиском Алатау папоротников только 3 вида, на Алтае — 6, а в Вост. Саяне — 18 видов, то станет ясно, что в высокогорьях Южной Сибири наблюдается определенное возрастание численности папоротников с запада на восток.

Сравнение спектра Баргузина, состоящего из 53 семейств, с другими спектрами высокогорий позволяет выделить в нем 3 группы, свойственные всем спектрам.

1. Группа основных семейств, верхняя часть спектра, небольшая по числу семейств, но обнимающая $\frac{3}{4}$ видов флоры. Постоянное ядро группы составляют сем. *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Poaceae* и *Cyperaceae*, преобладающие в любом внутропическом районе, и *Brassicaceae*, *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*, преобладающие в любом регионе умеренной зоны северного полушария. В условиях сибирских высокогорий в постоянное ядро попадают также *Salicaceae* и *Saxifragaceae* (табл. 2).

2. Группа средних семейств, середина спектра, малая как по числу семейств, так и по числу видов, без постоянного ядра. Сюда попадают семейства, которые в состав региональных флор входят всегда, но значи-

¹ Исходя из допущения, что из двух флор, имеющих одинаковое количество видов, флора, включающая большее число родов, наиболее разнообразна.

² Здесь и ниже процент после числа видов высчитан от видового состава всей флоры.

ТАБЛИЦА 2
Наиболее крупные семейства во флорах высокогорий Сибири

Гипоарктические высокогорья									
Среднеширотные высокогорья					Баргузинский хребет				
Алтай			Вост. Саян		Урал				
семейство	число видов	%	семейство	число видов	семейство	число видов	%	семейство	число видов
<i>Asteraceae</i>	68	12.8	<i>Cyperaceae</i>	58	<i>Cyperaceae</i>	106	14	<i>Cyperaceae</i>	31
<i>Poaceae</i>	40	7.5	<i>Asteraceae</i>	56	<i>Asteraceae</i>	73	9.3	<i>Poaceae</i>	28
<i>Ranunculaceae</i>	37	6.9	<i>Poaceae</i>	49	<i>Poaceae</i>	70	9	<i>Asteraceae</i>	28
<i>Brassicaceae</i>	36	6.8	<i>Ranunculaceae</i>	39	<i>Rosaceae</i>	68	8.8	<i>Brassicaceae</i>	19
<i>Cyperaceae</i>	32	6.0	<i>Brassicaceae</i>	28	<i>Cyperaceae</i>	48	6.2	<i>Salicaceae</i>	18
<i>Rosaceae</i>	32	6.0	<i>Rosaceae</i>	26	<i>Ranunculaceae</i>	36	4.7	<i>Rosaceae</i>	18
<i>Fabaceae</i>	32	6.0	<i>Salicaceae</i>	23	<i>Caryophyllaceae</i>	27	3.5	<i>Saxifragaceae</i>	15
<i>Caryophyllaceae</i>	28	5.2	<i>Caryophyllaceae</i>	21	<i>Scrophulariaceae</i>	26	3.3	<i>Fabaceae</i>	17
<i>Scrophulariaceae</i>	22	4.1	<i>Fabaceae</i>	20	<i>Brassicaceae</i>	24	3.1	<i>Caryophyllaceae</i>	14
<i>Apiaceae</i>	21	3.9	<i>Saxifragaceae</i>	20	<i>Polypodiaceae</i>	19	4.1	<i>Ranunculaceae</i>	12
							4.1		

тельного удельного веса в сложении флоры, как правило, не имеют. В некоторых регионах отдельные семейства по тем или иным причинам (географического или флорогенетического порядка) резко увеличиваются по числу видов и тогда попадают в следующую группу.

3. Группа малых семейств, нижняя часть спектра, наибольшая по числу семейств и наименьшая по количеству видов. Ядро группы составляют *Empetraceae*, *Parnassiaceae*, *Droseraceae*, *Menyanthaceae*, *Selaginellaceae*, *Pyrolaceae*, *Vacciniaceae*, виды которых, однако, нигде не составляют значительного процента флоры. Таких семейств много и, естественно, они никогда не бывают представлены все сразу в одном спектре.

Соотношения перечисленных групп в спектре флоры Баргузина иллюстрирует табл. 3.

Место в спектре, а точнее удельный вес семейства (процент от всей флоры) изменяется при сопоставлении разных спектров в определенной закономерности, которые в сумме позволяют выявить ряд тенденций в сложении флор высокогорий. Выясняется прежде всего, что они по набору наибольших семейств в сущности повторяют друг друга (табл. 2).

Преобладают везде *Cyperaceae*, *Poaceae* и *Asteraceae*, причем сем. *Cyperaceae* выходит на первое место спектра к востоку от Урала и Алтая, что говорит о возрастании континентальных черт в сложении флоры, а *Asteraceae* — к западу, в сторону усиления климатического влияния Атлантики. Об уменьшении «альпийского» характера флоры, об усилении «континентальных», «восточносибирских» черт в ее составе говорит плавное падение с запада на восток роли *Ranunculaceae* и *Caryophyllaceae*, возрастание в том же направлении роли *Salicaceae* (с максимумом на Баргузине). Положение *Rosaceae* в сравниваемых флорах вполне стабильно, усилены несколько на Баргузине и Сунтар-Хаята позиции *Brassicaceae* и *Saxifragaceae* — непременные компоненты высоко-

ТАБЛИЦА 3

Группы семейств флористического спектра высокогорий Баргузинского хребта

Группа семейств	Номер в спектре	Число семейств	Число семейств в процентах от общего числа	Число видов	Число видов в процентах от всей флоры
Основные	1—16	16	30	350	75.1
Средние	17—26	10	18.8	27	14.6
Малые	27—53	29	54.7	48	10.2

горных флор; они в Вост. Сибири дополнены рядом арктических и ги-поарктических видов. Заметное снижение роли *Fabaceae* с запада на восток представляется как утрата черт, свойственных флористическим комплексам Средней Азии.

Эти же закономерности (или тенденции) можно проследить, сопоставляя спектры наиболее крупных родов (табл. 4), где преобладающие *Carex*, *Salix* и *Saxifraga* явственно возрастают как абсолютно, так и относительно в пределах Вост. Сибири. Нет сомнения, что какая-то доля причины этого явления — в наличии в Вост. Сибири связей средних широт с Арктикой. И, наоборот, роды *Pedicularis*, *Ranunculus* и *Saussurea*, хотя и не столь явно, уменьшаются к востоку численно, олицетворяя этим ослабление «альпийских», атлантических характеристик флоры на Баргузине. Мало *Draba*. Не попали в число крупнейших и слабо представлены роды *Astragalus*, *Oxytropis*, *Potentilla*, столь характерные для высокогорной Средней Азии.

Наличие в верхушке спектра Баргузина *Poa* объясняется как проникновением ряда видов из Арктики, так и местным, прибайкальским эндемизмом; в еще большей степени это относится к роду *Betula* (Васильев, 1958). Относительное разнообразие *Equisetum* и *Viola* свидетельствует о значительном влиянии бореально-лесного флористического комплекса.

К сожалению, сравнение спектров родов не может выявить еще одной тенденции в составе флоры Баргузинских высокогорий: проникновение целого ряда видов океанического (пацифического) склада. Это выясняется при анализе распространения видов (см. ниже).

465 видов, составляющих, как сказано выше, флору высокогорий Баргузинского хребта, неоднородны в отношении тех признаков, которые положены в основу их выделения. Обработка коллекции с помощью различных «Флор», гербариев, с привлечением монографов отдельных систематических групп неизбежно приводит к тому, что всякий крупный список видов — это свод взглядов разных авторов; насколько расходятся последние, говорить не приходится. В этом смысле полезно пересмотреть список с какой-то одной позиции, чтобы выяснить, в какой мере он (список) является «объективной реальностью», отражая положение вещей в природе, а в какой «дан нам в ощущениях» авторов различных «Флор» и обработок. Флористический список Баргузина, будучи проанализирован с позиций политипической концепции вида (Малышев, 1965), распадается на следующие группы видов:

1) «Линнеоны», морфологически однородные, с четкими границами, без переходных форм — 330 видов (71%); 2) подвиды, отчетливые географические расы широко распространенных видов — 57 видов (12.2%); 3) разновидности, слабо выраженные географические расы — 57 видов (12.2%); 4) формы, морфологические отличия которых связаны главным образом с экологическими или генетическими причинами — 5 видов (1%); 5) гибриды — 10 видов (2%); 6) апомикты — 6 видов (1.2%).

ТАБЛИЦА 4

Наиболее крупные роды во флоре высокогорий Сибири

Среднеширотные высокогорья					Гипоарктические высокогорья									
Алтай			Вост. Саян		Баргузинский хребет			Урал			Верхоянский хребт Сунгар-Хаята			
род	число видов	%	род	число видов	%	род	число видов	%	род	число видов	%	род	число видов	%
<i>Carex</i>	24	4.5	<i>Carex</i>	45	8.3	<i>Carex</i>	36	7.8	<i>Carex</i>	57	7.4	<i>Carex</i>	24	8
<i>Salix</i>	19	3.5	<i>Salix</i>	23	4.1	<i>Salix</i>	28	6.0	<i>Hieracium</i>	47	6.1	<i>Salix</i>	16	5
<i>Draba</i>	15	2.8	<i>Saxifraga</i>	14	2.5	<i>Saxifraga</i>	18	3.9	<i>Alchemilla</i>	40	5.2	<i>Saxifraga</i>	16	5
<i>Potentilla</i>	14	2.6	<i>Pedicularis</i>	13	2.4	<i>Poa</i>	10	2.1	<i>Salix</i>	24	3.1	<i>Draba</i>	40	3
<i>Oxytropis</i>	14	2.6	<i>Potentilla</i>	12	2.2	<i>Betula</i>	10	2.1	<i>Ranunculus</i>	16	2	<i>Potentilla</i>	40	3
<i>Pedicularis</i>	14	2.6	<i>Ranunculus</i>	12	2.2	<i>Pedicularis</i>	8	1.7	<i>Stellaria</i>	14	1.6	<i>Pedicularis</i>	8	3
<i>Saxifraga</i>	13	2.4	<i>Draba</i>	11	2.0	<i>Saussurea</i>	8	1.7	<i>Saxifraga</i>	12	1.5	<i>Artemisia</i>	8	3
<i>Saussurea</i>	11	2.0	<i>Saussurea</i>	10	1.8	<i>Equisetum</i>	7	1.4	<i>Luzula</i>	12	1.5	<i>Poa</i>	7	2
<i>Ranunculus</i>	9	1.6	<i>Festuca</i>	10	1.8	<i>Viola</i>	7	1.4	<i>Calamagrostis</i>	11	1.4	<i>Astragalus</i>	7	2
<i>Alchemilla</i>	9	1.6	<i>Oxytropis</i>	9	1.6	<i>Draba</i>	7	1.4	<i>Draba</i>	10	1.3	<i>Oxytropis</i>	6	2

Таким образом, лишь 71% флоры представлен видами в полном смысле слова, а остальные 29% — лишь различные этапы видо- и формообразования, возведенные в ранг вида.

Биологический спектр жизненных форм Баргузинских высокогорий (табл. 5) характеризуется резким преобладанием гемикриптофитов — эволюция в высокогорьях выражается в отборе травянистых многолетников. Сравнение его со спектрами основных климатических зон (Алехин, 1944:101; Шафер, 1956:18) обнаруживает наибольшее сходство с Арктикой. Спектр среднеширотной горной системы — Заилийского Алатау (Голоскоков, 1949:48—49) — отличается меньшим процентом деревьев и кустарников. Доля хамефитов в этом спектре, наоборот, возрастает: увеличивается число форм подушковидных, с ползучими побегами, полукустарников. Криптофитов (геофиты и гелофиты) на Заилийском Алатау больше, чем на Баргузине, что, впрочем, легко объяснить большим удельным весом *Liliaceae*.

Табл. 5 показывает явственное возрастание с запада на восток той роли, которую в среднеширотных высокогорьях играют деревянистые, вечнозеленые и ветроопыляемые (анемогазные) виды. Эти закономерности являются настолько четкими, что их проявление даже не затухает разницей в размерах сравниваемых территорий. Они согласно свидетельствуют о возрастании в этом направлении континентальных условий высокогорного климата с их коротким вегетационным периодом, резким колебанием суточных температур, малоснежностью и суровостью зим, дефицитом влаги в летнее время. В этих условиях, конечно, анемогазные растения оказываются в более выигрышном положении, чем энтомогазные, а деревянистые и зимнезеленые растения обладают рядом преимуществ по сравнению с видами, надземная часть которых ежегодно отмирает. Несомненно, какая-то роль при этом падает и на исторические обстоятель-

ТАБЛИЦА 5

Экологические данные во флорах отдельных высокогорий

Высокогорья	Экологические группы видов						Число видов	%	Типы местообитаний Баргузинских высокогорий	Число видов	%	
	деревянистые		вечнозеленые		ветроопыляемые							
	число видов	%	число видов	%	число видов	%						
Заилийский Алатау . .	25	5.3	7	1.5	94	20	Мезофанерофиты, деревья от 8 до 30 м выс.	3	0.6	Скалы северной экспозиции	148	31.7
Алтай	63	11.8	22	4.1	115	21.5	Микрофанерофиты, деревья и кустарники от 2 до 8 м выс. . .	15	3.2	Скалы южной экспозиции	55	11.7
Вост. Саян	70	13	33	6.1	155	28.7	Нанофанерофиты, кустарники менее 2 м выс.	44	9.4	Крупноглыбовые россыпи	58	12.4
Баргузинский хребет	89	19	35	7.4	137	29.4	Эпифиты, прикрепленные и лазящие растения	1	0.2	Щебнистые поверхности и склоны . .	154	33.0
Шведская Лапландия	47	9.4	36	7.2	158	31.6	Хамафиты, кустарнички с почками возобновления не выше 25 см над почвой	44	9.4	Мелкоземные склоны	101	21.6
Урал	98	12.7	47	6.1	221	28.7	Гемикриптофиты, растения с приземными почками возобновления	339	72.9	Протоочно увлажненные участки дна долин	97	20.8
Верхоянский хребет	53	18	18	6	84	28	Геофиты, почки возобновления находятся под землей	23	4.9	Застойно увлажненные участки дна долин	51	10.9
Сунгар-Хайта							Гелофиты, почки возобновления под водой	9	1.9	Берега озер и потоков	107	22.9
										Слепки и наледи . .	108	23.1

Примечание. Некоторые виды образуют по 2 жизненные формы.

ства, в силу которых формирование современной высокогорной флоры Вост. Сибири проходило в условиях частичного развития оледенения, что облегчало миграции растительных элементов, влекло за собой большее разнообразие экологической обстановки.

При всем разнообразии экологических условий высокогорий на Баргузине они укладываются в 9 типов местообитаний (табл. 5). Большим разнообразием видов отличаются скалы северной экспозиции с их затененностью, рассеянным освещением, значительной увлажненностью. Виды альпийского, западного склада, чаще всего встречаются именно на этих скалах. Наоборот, скалы южной экспозиции, сухие и интенсивно инсолируемые, имеют втрое меньшее растительное население. Экологически и по числу видов от них мало отличаются крупноглыбовые россыпи. Наибольшим разнообразием флоры характеризуются щебнистые поверхности и склоны. Местонахождения растений континентального, восточносибирского склада приурочены главным образом к трем последним местообитаниям. На крутых участках южной экспозиции при наличии хорошего увлажнения формируются так называемые «Мелкоземные склоны» с развитой горнолуговой почвой, набор видов которых в основном повторяет таковой альпийских лугов проточно увлажненных участков днищ троговых долин; отсюда близость численности их растительного населения. Застойно увлажненные (болотистые) участки дна этих долин — беднейшие по разнообразию флоры. Такие специфические в смысле режима увлажнения местообитания, как берега озер и потоков, снежники и наледи, имеют практически одинаковые наборы видов в основном лугового характера. При этом снежники альпийской части хребта невелики по размеру и луговины возле них в сущности дублируют состав альпийских лугов, но громадные наледи северного гольцового плато отличаются своеобразным набором видов, который в других районах хребта не отмечался.

Оглядывая распределение видов по типам местообитаний в целом, следует отметить, с одной стороны, наличие локусов скопления высокогорных видов западного, альпийского склада, а с другой — континентального, восточносибирского. Значительная разница в численности флоры разных типов местообитаний говорит о том, что Баргузинский хребет — континентальная горная система, резкость природных условий которой лишь отчасти смягчается Байкалом.

Отношение высокогорных растений к известняковым субстратам — интереснейший раздел экологического анализа, но на Баргузине этот вопрос изучен очень мало вследствие маршрутного характера исследований и слабого распространения известняков. Зарегистрировано 114 видов (24.5%), обитающих на известняковых субстратах; из них 29 видов (6.2%) на других породах не отмечены и являются, таким образом, бесспорными кальцефитами Баргузинских высокогорий. В группу кальцефитов входят: 1) лесные и луговые виды, заходящие в высокогорья в полосу распространения известняков — *Populus suaveolens* Fisch., *Crataegus sanguinea* Pall., *Bupleurum aureum* Fisch., и др.; 2) эндемы, приуроченные только к известнякам — *Festuca komarovii* Krivot, *Dryas crenulata* Juz. и др.; 3) высокогорные и арктические виды, растущие на Баргузине только на известняках — *Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Arctous aplina* (L.) Nied. и др. Среди последних ряд видов достигает исключительного обилия: *Cobresia caricina* Willd., *Pinguicula villosa* L., *P. variegata* Turcz., *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Vge. 85 видов (18.5%), растущих, кроме известняков, еще и на других субстратах, на известняках ведут себя различно. 55 из них (11.7%) явно оживляются, заметно увеличивая свое обилие. Это не обязательно связано с кальцефилией, поскольку почвенные и температурные условия на известняках всегда лучше, чем на кристаллических породах, 18 видов (3.8%) чувствуют себя на известняках угнетенно, а 20 видов (4.3%) обнаруживают выраженную кальцефилию, сильно разрастаясь на известняках. Изучение списка видов, обитающих на известняках, заставляет признать, что разнообразие горных пород увеличивает общую численность видов флоры высокогорий, увеличивает число процветающих видов, спо-

собствует проникновению в верхние пояса растений нижележащих поясов.

Состав флоры Баргузинских высокогорий неоднороден и складывается из ряда видовых групп (табл. 6), среди которых высокогорные виды даже не представляют собою абсолютного большинства, хотя и являются наибольшей группой. «Заходящие» виды — флористические элементы не высокогорных поясов — составляют 41% флоры (188 видов). На Вост. Саяне высокогорные растения имеют такой же удельный вес (47%), но соотношения монтанных (30%) и заходящих (22%) видов иные (Малышев, 1965 : 244). Любопытно, что на Баргузине в отличие от Алтая и Саян совершенно отсутствуют сорные виды, настолько первичным, не нарушенным является его растительный покров.

Из высокогорных видов 121 распространен в пределах Азии, а 91 выходит за ее пределы. Ареалы этих последних (почти всех) видов являются

ТАБЛИЦА 6

Группы видов флоры
Баргузинских высокогорий

Группы видов	Число видов	% от всей флоры
Высокогорные	212	45
Монтанные	65	13
Лесные	81	17
Луговые	50	11
Водноболотные	31	7
Степные	26	6

арктовысокогорными (арктоальпийскими), вследствие чего связи нашей флоры с высокогорьями Средней Европы и Северной Америки проходят главным образом через Арктику. Это все виды, прошедшие длительный путь эволюционного развития: *Lycopodium selago* L., *L. alpinum* L., *Thalictrum alpinum* L., *Lloydia serotina* (L.) Reichb., *Poa alpina* L., формирование и расселение которых происходило в отдаленную геологическую эпоху. Большинство видов азиатского распространения имеет сибирские и восточносибирские ареалы, также в основном арктовысокогорные. В числе восточносибирских преобладают виды континентального, «гольцового», склада: *Ribes fragrans* Pall., *Betula divaricata* Ledeb. Сюда же относятся виды океанического склада — *Saxifraga firma* Litv., *Scirpus maximoviczii* Clarke, *Luzula unalaschkensis* ssp. *kamtschadalarum* (Sam.) Tolm., обитание которых на Баргузине является весьма удаленным от основного, дальневосточного ареала. 22 вида — *Saxifraga sibirica* L., *Veronica densiflora* Ledeb., *Paraquilegia grandiflora* (Fisch.) Drum. et Hutch. — распространены в горах южной Сибири, Средней Азии, отчасти в Гималаях. Для большинства из них Баргузинский хребет является самым восточным местом обитания, в Арктике они, естественно, отсутствуют. Несколько видов группы являются прибайкальскими (*Borodinia baicalensis* N. Busch, *Polygonum baicalense* Sipl. и баргузинскими (*Betula longilobata* Sipl.) эндеми. Кроме того, в эту группу попали виды, широко распространенные в Арктике — *Luzula wahlenbergii* Rupr., *Pedicularis adamsii* Hult., нахождение которых на Баргузине несколько неожиданно и свидетельствует о более широком флористическом обмене с Арктикой в прошлом.

Значительная часть видов азиатского распространения является достаточно древними, морфологически четко обособленными и притом широко распространенными видами, но есть и более молодые расы этих видов, нередко сосуществующие рядом с древними. Таковы пары видов: *Pachypleurum alpinum* Ledeb. и *P. schischkinii* Serg., *Draba subamplexicaulis* C. A. Mey. и *D. kuznetzovii* (Turcz.) Hayek, *Saxifraga melaleuca* Fisch. и *S. brachypetala* Malysch.

Экологически группа высокогорных видов складывается из мезоморфных психрофитов (более половины) и ксероморфных криофитов, отчасти приспособленных к обитанию в исключительно сухих и неблагоприятных условиях. По сравнению с другими группами высокогорные растения

отличаются повышенным участием хионофилов, хиазофилов и кальцефилов.

Группа montанных (горных) растений гораздо малочисленнее группы высокогорных видов, но в ней наблюдаются сходные тенденции в соотношении ареалогических групп. Численно преобладают виды сибирского (правильнее — южносибирского) распространения. Восточносибирских montанных видов вдвое меньше, что, учитывая восточносибирское положение хребта, свидетельствует о соответствии более восточном положению области формирования сибирских montанных видов, каковой, очевидно, была Алтае-Саянская горная страна. Группа в основном состоит из мезофитов, что вполне понятно, если принять во внимание повышенную влажность местообитаний вдоль лесной границы, оптимальных для montанных видов.

Среди заходящих видов преобладают представители лесной группы, поскольку лес окружает высокогорья и его отдельные виды, например черника, настолько освоились в высокогорьях, что их затруднительно трактовать как заходящие. Наиболее многочисленны в группе мезофильные виды темнохвойной тайги, особенно на западном склоне хребта, а более ксерофильные представители светлохвойных лесов составляют не более трети группы и менее распространены в высокогорьях.

Луговая группа включает элементы лесного крупнотравья, буйно разрастающиеся у лесного предела, где им благоприятствует сочетание изреженного древостоя с развитой и достаточно влажной почвой. Это виды голарктического и евразийского распространения, генетически тесно связанные и одновозрастные с лесными формациями.

Состав группы водноболотных видов образован древними и весьма распространенными видами. Болотная флора, однако, представлена очень неполно, нет довольно обычных видов. На хребте болотные виды распространены главным образом на северном плато, а в средней и южной частях хребта встречаются далеко не все и очень разрозненно. Водная же флора вообще представлена скудно, встречаются только 3 озерно-речных вида. Настоящих водных растений (*Potamogeton*, *Callitriche* и др.) в высокогорьях хребта нет, хотя их довольно много на соседних хребтах.

Степная группа в основном состоит из петрофитов открытых местообитаний степной зоны: скалы, крутые щебнистые склоны и т. п. Типичных забайкальских степняков — видов *Stipa*, *Artemisia*, *Koeleria*, *Tanacetum*, на хребте нет. Только несколько видов группы принимают активное участие в сложении степных формаций, большинство же как на хребте, так и в пределах степной зоны имеют ограниченное распространение и низкое обилие.

Сопоставление данных по фитогеографии и экологии представителей перечисленных групп с данными палеогеографии Вост. Сибири и, в частности, Прибайкалья (Синицын, 1962 г., и др.) позволяет нарисовать наиболее вероятную картину формирования флоры Баргузинских высокогорий. Основой ее явилась южносибирская высокогорная флора, возникшая в неогене на базе тургайской флоры по мере развития горных поднятий. Уже тогда существовали флористические элементы, которые выше трактовались как виды широкого распространения и четкой обособленности в системе своих родов. Нараставшее в неогене поднятие и прогрессирувавшее похолодание климата несомненно способствовали криофилизации этой термофильной сперва флоры, а также ее обеднению. Особенно энергично эти процессы протекали в условиях плейстоценовых оледенений. В эпоху максимального оледенения, когда растительные ассоциации высокогорий были вытеснены ледниками на предгорья и предгорные равнины, а в Прибайкалье установился тундровый ландшафт, появилась возможность для широкого обмена высокогорными флористическими элементами между различными горными системами и с Арктикой. Одновременно происходило обособление местных рас более распространенных видов. Южнее и восточнее полосы южносибирских горных оледенений ледниковый период проявил себя как плювиальный. Это способствовало проникновению в При-

байкалье видов океанического склада, закрепившихся ныне на Байкале. Отступление ледников сопровождалось продвижением высокогорной растительности в высокогорья, вокруг которых сомкнулось кольцо тайги. Оно помешало водным и болотным видам заполнить их местообитания в трогах, запертых лесной границей. Наступление в голоцене ксеротермического периода сдвинуло лесную границу вверх и сильно обеднило состав высокогорной флоры. На западном, обращенном к Байкалу скате хребта пояс темнохвойной тайги сохранил свою целостность, но на восточной стороне он распался. В это время в высокогорья проникли степные петрофиты, к лесной границе вышли лиственные леса. По мере приближения климатического режима к современному, лесная граница опустилась до нынешнего уровня, но состав флоры высокогорий остался обогащенным лесными и луговыми флористическими элементами.

В результате флористического анализа приходим к следующим общим выводам.

Флора высших растений высокогорий Баргузинского хребта складывается из 465 видами, относящимися к 197 родам и 53 семействам. Конкретная флора высокогорий насчитывает 293 вида, эта величина достаточно характерна и для других гор Вост. Сибири, но богаче конкретных флор горно-степного пояса и беднее конкретных флор горнолесного пояса. Для флоры Баргузинских высокогорий характерны: преимущественно аллохтонный состав ее элементов, повышенный процент папоротников и однодольных. Спектр жизненных форм обнаруживает наибольшее сходство с флорой Арктики, основную роль играют травянистые многолетники — гемикриптофиты. Сравнение с гипоарктическими и среднеширотными флорами высокогорий вскрывает в составе нашей флоры преобладание специфических «гольцовых» восточносибирских континентальных черт: господство представителей сем. *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Asteraceae*, родов *Carex*, *Salix*, *Saxifraga*, повышенный удельный вес древесных, вечнозеленых и ветроопыляемых форм, контрастное (резко неравномерное) распределение видов по типам местообитаний. Наличие известняков увеличивает число процветающих видов, обогащает флору высокогорий эндемичными и заходящими видами. Состав флоры неоднороден и складывается представителями высокогорной, montанной, лесной, луговой, водноболотной и степной групп видов. Географический анализ каждой из них плюс экологические и палеогеографические данные показывают, что флора Баргузинских высокогорий в современном ее виде сформировалась в процессе обеднения и криофилизации третичной южносибирской высокогорной флоры в плейстоцене, отчасти — в голоцене, с одновременной выработкой местных рас и оживленным обменом флористическими элементами с Арктикой в эпоху максимального оледенения.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е х и н В. В. (1944). География растений. — Б о б р о в Е. Г. (1965). Флора СССР, работа над ней и значение этого издания. Бот. журн., 10. — В а с и л ь е в В. Н. (1958). Байкало-Саянская область как один из главнейших поздних центров формирования рода *Betula* L. Тр. Инст. леса АН СССР, 37. — Г о л о с к о к о в В. П. (1949). Флора и растительность высокогорных поясов Зап. Алтая. — Г о р ч а к о в с к и й П. Л. (1950). Высокогорная растительность заповедника «Денежкин камень». — Г р о с с г е й м А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Г р у б о в В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. — Е л е н е в с к и й Р. А. (1940). Горные дуга Евразии как ландшафтно-географическое явление. В сб.: Землеведение, 1. — И г о ш и н К. Н. (1966). Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. В сб.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — К а н л и н В. М. (1962). Список растений Баргузинского заповедника. Тр. Баргузинск. заповедн., 4. — К а р а в а е в М. Н. (1958). Конспект флоры Якутии. — К р ы л о в П. И. (1927—1949). Флора Западной Сибири, 1—11. — К у м н о в а А. В. (1960). Растительный покров Алтая. — М а л ы ш е в Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — М и ш к и н Б. А. (1953). Флора Хибинских гор, ее анализ и история. — О л е н е в А. М. (1953). Некоторые новые данные о рельефе северо-западного Забайкалья. Изв. ВГО, 85, 5. — С е р г и е в с к а я Л. П. (1951). Степи Бурят-Монголии. Тр. Томского ун-ва, 116. — С е р г и е в с к а я Л. П. (1961—1964). Флора Западной Сибири, 12: 1—2. — С и л и в н с к и й В. Н. (1965). Фито-

географические черты Баргузинских высокогорий. Пробл. соврем. бот., 1. — Толмачев А. И. (1948). Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария. Бот. журн., 2. — Толмачев А. И. (1960). Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара. Пробл. бот., 5. — Тюлина Л. Н. (1948). Материалы по высокогорной растительности Баргузинского хребта. В сб.: Землеведение, 2. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. — Юрцев Б. А. (1965). Ботанико-географический анализ флоры и растительности горного узла Сунтар-Ханта (Верхонно-Колымская горная страна), 1—2. Диссерт. БИН АН СССР, Л. — Selanders S. (1950). Floristic Phytogeography of South-Western Lule Lappmark (Swedish Lapland). Acta Phytogeographica Suecica, 27, 28.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ANALYSIS OF THE FLORA OF THE HIGH-MOUNTAIN BELT OF BARGUSINSKY MOUNTAIN RANGE

By V. N. Siplivinsky

SUMMARY

The flora of the high-mountain belt of Barguzinskiy Range comprises 465 species of higher plants belonging to 197 genera and 53 families. The representatives of the families *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Asteraceae* and of the genera *Carex*, *Salix* and *Saxifraga* prevail in this flora. The proportion of ferns and monocotyledons, as well as of arborescent evergreen anemophilous species is relatively high. The flora is allochthonous, it is composed of the following groups of species: high-mountain species — 212 (45 per cent of the total number of species), mountain species — 65 (13%), forest species — 81 (17%), meadow species — 50 (11%), aquatic-paludine species — 31 (7%), and steppe species — 26 (6%).

УДК 582.572.4

З. Т. Артюшенко

КРИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР РОДА *Galanthus* L.

С 5 рисунками

(Получено 14 II 1966)

Z. T. ARTIUSHENKO. A CRITICAL REVIEW OF THE GENUS *GALANTHUS* L.

В недавно опубликованной нами работе (Артюшенко, 1965) была сделана попытка разобраться в родственных отношениях представителей рода *Galanthus*, произрастающих главным образом на Кавказе. Ареалы некоторых отечественных подснежников выходят за пределы Советского Союза. Это обстоятельство, а также стремление представить систему рода в целом, вынудило нас более детально исследовать все доступные нам зарубежные материалы.

Для выполнения поставленной цели мы постарались собрать возможно более полную коллекцию живых образцов иноземных подснежников, выращивая их совместно с подснежниками нашей флоры. Это давало возможность изучать их в условиях, вполне сравнимых между собой.

Большую помощь в создании такой коллекции мне оказали Еллий Хоткин (Elliot Hodgkin), Патрик Синг (Patrich Syng), Бриан Мэтью (Brian Mathew), Фредерик Стерн (Frederik Stern) и другие из Англии, К. А. Захариадис (C. Zahariadi) из Румынии и Д. Д. Делипавлов из Болгарии. Пользуюсь случаем выразить им сердечную благодарность за присланные растения.

Первым ученым, разделившим род *Galanthus* на группы таксономического значения, был Гюнтер Бэк фон Маннагетта (Günter Beck von Mannagetta, 1894). В его обработке род *Galanthus* представлен следующим образом.

1. Ряд *NIVALES*

Листья снизу с выступающей жилкой, с ровным краем.

1. *Galanthus nivalis* L.

Содержит следующие разновидности:

a. europaeus G. Beck.

К этой разновидности принадлежат 20 форм, различающихся по следующим признакам:

а) по форме наружных листочков околоцветника — 1) *stenotepalus* G. Beck, 2) *platyterpalus* G. Beck;

б) по форме и числу внутренних листочков околоцветника — 3) *pusilliformis* Hort., 4) *hololeucus* Celak., 5) *hortensis* Herb., 6) *plenissimus* G. Beck;

в) по окраске листочков околоцветника — 7) *albus* Allen, 8) *sandersii* Harpur Grew, 9) *pallidus* Smith, 10) *viridans* G. Beck, 11) *virescens* Leichtl.;

- г) по времени цветения — 12) *aestivalis* Burbidge, 13) *olgae* Orph., 14) *corcyrensis* Hort.;
 д) по форме крыла — 15) *candidus* G. Beck, 16) *scharloki* Casp., 17) *ca-thcartiae* Allen;
 е) другие отклонения — 18) *biscapus* G. Beck, 19) *biflorus* G. Beck, 20) *trifolus* G. Beck.
 β *major* Ten.
 γ *caucasicus* Baker
 δ *redoutei* Rupr.

2. *Galanthus graecus* Orph.

3. *Galanthus elwesii* Hook.

Имеет следующие формы — 1) *typicus*, 2) *maximus* Velen., 3) *reflexus* Herb.

4. *Galanthus latifolius* Rupr.

Имеет следующие формы — 1) *typicus*, 2) *alleni* Baker, 3) *fosteri* Baker.

2. Ряд *PLICATI*

Жилка выступает не так сильно, лист по краю со складками.

5. *Galanthus plicatus* M. B.

Представлен в следующих разновидностях:
 α *genuinus*.

Имеет следующие формы: 1) *typicus*, 2) *excelsior* G. Beck, 3) *maximus* Allen.
 β *byzantinus* Baker.

6. × *Galanthus valentinei* G. Beck

7. × *Galanthus hybridus* Allen

Среди многочисленных садовых форм, перечисленных Бэком, имеются и такие формы, которые в настоящее время принимаются за самостоятельные виды (*G. reginae-olgae*, *G. corcyrensis*, *G. fosteri*).

Нельзя также согласиться с ним в понимании *G. caucasicus* как разновидности *G. nivalis* и с трактовкой *G. byzantinus* как разновидности *G. plicatus*. Это вполне самостоятельные виды.

В 1947 г. одновременно появились две работы по систематике р. *Galanthus*. Одна из них принадлежит Л. М. Кемулярии-Натадзе, опубликовавшей специальную сводку по систематике кавказских подснежников. Ее деление рода таково:

Sect. I. *VIRIDIFOLII* Kem.-Nath.

Листья не сизые, зеленые.

Ser. *WORONOWII* Kem.-Nath.

Листья блестящие, зеленые, желобчатые, внутрь завернутые, с клубочком на верхушке.

1. *G. woronowii* Losinsk.

2. *G. caspius* (Rupr.) Grossh.

3. *G. valentinae* Panjut.

Ser. *LATIFOLIAE* Kem.-Nath.

Листья широколанцетные, с небольшим клубочком на верхушке. Пыльники тупые.

4. *G. latifolius* Rupr.

Ser. *FOSTERIAE* Kem.-Nath.

(нет на Кавказе)

Ser. *ANGUSTIFOLIAE* Kem.-Nath.

Листья плоские, узкие, матовые, не сизые, без клубочка на верхушке.

5. *G. lagodechianus* Kem.-Nath.

6. *G. ketzkhoveli* Kem.-Nath.

Sect. II. *GLAUCAEFOLII* Kem.-Nath.

Растения сизые; пятно сердцевидное или подковообразное.

Ser. *NIVALES* Kem.-Nath.

Листья плоские, верхушка утолщенная, но без клубочка.

7. *G. alpinus* Sosn.

8. *G. caucasicus* (Baker) Grossh.

Ser. *ELWESIAE* Kem.-Nath.

(нет на Кавказе)

Ser. *PLICATAE* Kem.-Nath.

(нет на Кавказе)

Ser. *SCHAORICAE* Kem.-Nath.

Листья охватывают друг друга, желобчатые, верхушка с клубочком.

9. *G. schaoricus* Kem.-Nath.

При таком дробном разделении рода на секции дальнейшее подразделение на серии не оправдано. Так, например, в серию *Woronowii* ошибочно включен *G. caspius* — вид, близкий к *G. lagodechianus*, о чем упоминалось авторами при выяснении генетических связей этого последнего вида, в то время как близкий к *G. woronowii* вид *G. latifolius* выделен в самостоятельную серию.

Секция *Glaucæfolii*, помимо признака сизости листьев, характеризуется наличием на внутренних листочках околоцветника определенной формы пятна, о котором не упомянуто при рассмотрении в предыдущей секции. Между тем данный признак весьма варьирует, и пятно такой формы, характерное для подснежников этой секции, можно найти и у других видов. Для примера приводим фотографию (рис. 1), на которой наглядно видна изменчивость формы пятна экземпляров у *G. caucasicus*, собранных на 1 м² в районе Тбилиси (Коджори), а также у *G. platyphyllus*, собранного на 1 м² на Крестовом перевале.

Отметим еще, что подснежники, отнесенные автором к серии *Nivales*, отнюдь не характеризуются плоскими листьями ни в почкосложении,

ни в зрелом состоянии: у них наружный лист охватывает внутренний и по крайней мере наружный лист (более широкий) в почкосложении скорее желобчатый. Виды же с действительно плоскими в почкосложении

и в зрелом состоянии листьями — *G. caspius*, *G. lagodechianus* и *G. ketzkhoveli* — отнесены Кемулярией-Натадзе к другой секции.

В «Определителе растений Кавказа» А. А. Гроссгейма (1949), опубликованном двумя годами позже работы Кемулярии-Натадзе, приводится только один вид из Лагодехи, а именно *G. lagodechianus*, несмотря на то, что *G. ketzkhoveli* уже был описан Кемулярией-Натадзе в 1947 г. в цитированной выше работе.

В том же 1947 г. появилась еще одна система рода *Galanthus*. Она принадлежит американским авторам Траубу и Мольденке (Traub et Moldenke, 1947). Они подразделили род на два подрода: *Eugalanthus* Traub et Mold. и *Plicatanthus* Traub et Mold.

Основным признаком для выделения подродов послужил характер

Рис. 1. Изменчивость пятна на листочках околоцветника двух видов *Galanthus* L.

а — *G. caucasicus*; б — *G. platyphyllus*.

листьев. Представители подрода *Eugalanthus* имеют плоские в почкосложении листья, с выступающей средней жилкой на нижней поверхности. Сюда относятся виды:

- | | |
|---|---|
| 1. <i>G. nivalis</i> L. | 9. <i>G. alleni</i> Baker |
| 2. <i>G. gracilis</i> Celak. | 10. <i>G. transcaucasicus</i> Fomin |
| 3. <i>G. olgae</i> Orph. | 11. <i>G. platyphyllus</i> Traub et Mold. |
| 4. <i>G. elwesii</i> Hook. | 12. <i>G. fosteri</i> Baker |
| 5. <i>G. graecus</i> Orph. | 13. <i>G. cilicicus</i> Baker |
| 6. <i>G. caucasicus</i> (Baker) Grossh. | 14. <i>G. ikariae</i> Baker |
| 7. <i>G. maximus</i> Velen. | |
| 8. <i>G. perryi</i> Baker | |

К подроду *Plicatanthus* относятся виды, отличающиеся складками вдоль краев листьев. Виды эти следующие:

- | | |
|----------------------------------|----------------------------------|
| 15. <i>G. alpinus</i> Sosn. | 18. <i>G. woronowii</i> Losinsk. |
| 16. <i>G. plicatus</i> M. B. | 19. <i>G. byzantinus</i> Baker |
| 17. <i>G. grandiflorus</i> Baker | |

Нельзя согласиться с автором в объединении перечисленных видов в подрод *Plicatanthus*. Складчатость листьев свойственна многим широколистным подснежникам, но происхождение ее различно. Так, у *G. plicatus* и *G. byzantinus* она возникает за счет отогнутости краев на нижнюю сторону, и этот признак постоянен для указанных двух видов. Складчатость же листьев таких подснежников, как *G. woronowii*, *G. bortkewitschianus*, *G. alpinus* вызывается загибанием краев листьев на верхнюю сторону, и этот признак вообще не постоянен, так как встречается не у всех растений (рис. 2).

Так же трудно согласиться с выделением в качестве самостоятельных видов *G. perreyi* и *G. grandiflorus*, считающихся в настоящее время лишь садовыми разновидностями.

В 1956 г. вышла в свет богато иллюстрированная монография Ф. Стерна (F. C. Stern), посвященная родам *Galanthus* и *Leucojum*.

Схема подразделения р. *Galanthus* у Стерна такова:

Ser. 1. *Nivales* G. Beck

- | | |
|--|--------------------------------|
| 1. <i>G. nivalis</i> subsp. <i>nivalis</i> | 4. <i>G. corcyrensis</i> Stern |
| 2. <i>G. nivalis</i> subsp. <i>cilicicus</i> (Baker) Gottlieb-Tannenhain | 5. <i>G. rizehensis</i> Stern |
| 3. <i>G. nivalis</i> subsp. <i>reginae-olgae</i> (Orph.) Gottlieb-Tannenhain | 6. <i>G. graecus</i> Orph. |

Ser. 2. *Plicati* G. Beck

- | | |
|---------------------------------|-------------------------------|
| 7. <i>G. plicatus</i> M. B. | 9. <i>G. byzantinus</i> Baker |
| 8. <i>G. woronowii</i> Losinsk. | |

Ser. 3. *Latifolii* Stern

- | | |
|--|---|
| 10. <i>G. ikariae</i> subsp. <i>ikariae</i> | 14. <i>G. elwesii</i> Hook. |
| 11. <i>G. ikariae</i> subsp. <i>latifolius</i> Stern | 14a. <i>G. elwesii</i> var. <i>maximus</i> (Velen.) G. Beck |
| 12. <i>G. fosteri</i> Baker | 15. <i>G. alleni</i> Baker |
| 13. <i>G. caucasicus</i> (Baker) Grossh. | |

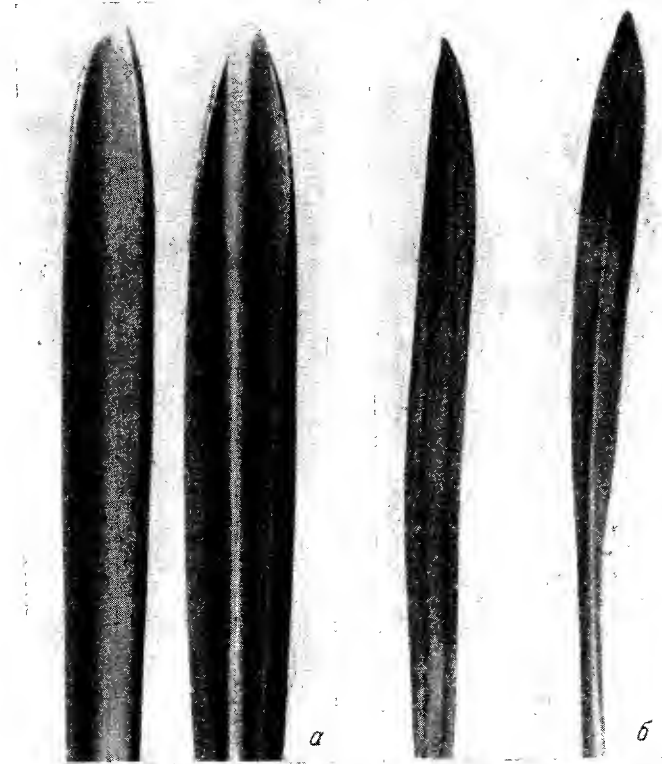


Рис. 2. Складчатость листьев у видов *Galanthus*.
а — *G. plicatus*; б — *G. woronowii*.

Стерну осталась неизвестной работа Л. М. Кемулярии-Натадзе, а также ряд других материалов по подснежникам флоры СССР, о чем нами уже упоминалось в рецензии на эту работу (Артюшенко, 1958). В результате ряд кавказских видов остался вне поля зрения Стерна, а ряд видов помещен в ключе неверно (например, *G. woronowii* в действительности имеет почкосложение, свойственное видам, относящимся к серии *Latifolii*, а не *Plicati*).

Отсутствие гербария и живого материала не дали возможности Стерну достаточно полно ознакомиться с видами *G. woronowii* и *G. latifolius*, тем более что рисунок *G. latifolius* в «Gartenflora», иллюстрирующий этот вид, выполнен неточно: внутренние листочки околоцветника изображены на нем с выемкой у верхушки, а это не свойственно данному виду. Автору монографии не был известен также ряд видов, описанных Ю. И. Косом (1951) и Кемулярией-Натадзе (1947) после выхода в свет «Флоры СССР» с описанием подснежников (Лозина-Лозинская, 1935).

О том, какие признаки следует положить в основу системы рода *Galanthus* нами уже было сказано в предыдущей статье (Артюшенко, 1965).

Изучение анатомических признаков строения листа и особенно клеток эпидермы позволило выделить две географические группы подснежников — группу в основном европейских видов с частичным участием малоазиатских (из западной части Малой Азии) и группу Кавказско-Малоазиатских видов.

Деление подснежников на указанные группы по анатомическим признакам и особенностям географического распространения подкрепляется также морфологическими признаками. Так, у всех видов первой группы, за исключением *G. ikariae*, листья сизые, тогда как подснежники второй группы в большинстве случаев имеют листья ярко-зеленые, без сизого налета. Наличие сизого налета на листьях характерно, как правило, для растений более сухих местообитаний. Действительно, климатические условия средней и южной Европы, где произрастают сизолистные подснежники, характеризуются большей сухостью, чем черноморское побережье и высокогорья Кавказа. Сизолистные подснежники Кавказа также приурочены к более сухим областям (Ставропольская возвышенность, восточная Грузия).

Далее, почти все подснежники первой группы характеризуются плоскими листьями в почкосложении, тогда как у подснежников второй группы подавляющее большинство видов имеет листья, охватывающие друг друга в почкосложении. Наконец, все подснежники европейской группы имеют хромосомные числа $2n=24$, тогда как кавказско-малоазиатской группе свойственны числа хромосом $2n=24$, 36 и 72 .

Основываясь на вышесказанном, мы считаем возможным придать выявленным нами группам таксономический ранг секций.

Ниже приводим принятую нами систему рода, а также ключи для определения видов по принятым секциям.

GALANTHUS L.

Typus generis: *Galanthus nivalis* L.

Sect. 1. *Galanthus*. — Reihe *Nivales* Beck, Wiener Ill. Gartenz., 19 : 47 (1894) p. p. — Reihe *Plicati* Beck, l. c., 56. — Sect. *Glaucifolii* Kem.-Nath., Tr. Тифл. бот. сада, 11 : 182 (1947) p. p. — Sect. *Viridifolii* Kem.-Nath., l. c., 117, p. min. p. — Subgen. *Eugalanthus* Traub et Mold., Herbertia, 14 : 104 (1947) p. p. (excl. nonn. sp. plerumque cauc.). — Ser. *Latifolii* Stern, Snowdr. and Snowfl., 20 (1956), p. p.

Foliorum epiderma e cellulis elongatis plerumque subrhombeis (non rectangularibus) constans. Species Europae mediae et australis ac partis boreali-occidentalis Asiae Minoris.

Листья имеют эпидерму с клетками, суженными к концам. Виды, произрастающие в средней и южной Европе и в северо-западной части Малой Азии.

Typus sectionis — *Galanthus nivalis* L.

1. Внутренние листочки околоцветника, с одним пятном у верхушки, вокруг выемки 2.
- + Внутренние листочки околоцветника, с пятном у выемки и пятном у основания 4.

2. Цветут весной 3.
- + Цветут осенью 6.
3. Листья плоские в почкосложении, с плоскими краями 1. *G. nivalis* L.
- + Листья плоские в почкосложении, с краями загнутыми на нижнюю сторону 6. *G. plicatus* M. B.
4. Листья до 0.7 см ширины 4. *G. graecus* Orph.
- + Листья от 1 до 3 см ширины 5.
5. Наружный лист охватывает внутренний в почкосложении 5. *G. elwesii* Hook.
- + Листья плоские в почкосложении, с краями, загнутыми на нижнюю сторону 7. *G. byzantinus* Baker.
6. Цветки появляются до листьев 2. *G. reginae-olgae* Orph.
- + Цветки появляются одновременно с листьями 3. *G. corcyrensis* Stern.

1. *G. nivalis* L.

Sp. Pl. 288 (1753). — *G. nivalis* var. *europaeus* Beck, Wiener Ill. Gartenz., 19 : 50 (1894).

Луковица 1.5—2 см дл. и 1.2—1.5 см шир., влагалище 6—9 см дл. Листья темно-зеленые, сизые, во время цветения 8—10 см дл., 0.4—0.6 см шир. Цветонос 9—12 см дл.; крыло 2.5—3 см дл.; цветоножка равна, длиннее или короче крыла. Наружные листочки околоцветника 1.5—2.5 см дл., 0.7—1 см шир., внутренние — 0.7—2 см дл., пыльники с острием, $2n=24$.

В нижнем, среднем и альпийском поясе; по опушкам леса, среди кустарников и на открытых местах (полонинах).

Распространение: Средняя и Южная Европа, Предкавказье.

G. nivalis L. ssp. *angustifolius* (G. Koss) Artush., comb. n. — *G. angustifolius* G. Koss, Бот. мат. Гербария Бот. инст. АН СССР, 14 : 134 (1951).

Отличается от основного вида меньшими размерами всего растения (рис. 3); эти особенности сохраняются при длительном культивировании. $2n=24$.

Северные склоны, на высоте 700 м над ур. м., в зарослях кустарников.

Распространение: Предкавказье (Кабардино-Балкарская АССР).

2. *G. reginae-olgae* Orph.

Atti Congr. Intern. Bot. Firenze, 1874, 214 (1876). — *G. olgae* Orph. ex Boiss. Fl. Or., 5 : 146 (1882). — *G. olgae-reginae* Hort. ex Gard. et For. 1 : 499 (1888). — *G. nivalis* f. *olgae* (Boiss.) Beck, Wiener, Ill. Gartenz., 19 : 51 (1894). — *G. nivalis* ssp. *reginae-olgae* (Orph.) Gottlieb-Tannenhain, Abh. Zool-bot. Ges. Wien, 2, 4 : 32 (1904).

Луковица 2 см дл., 1.5 см в диам.; влагалище 3—4 см дл. Листья зеленые, сизые, линейные, 15 см дл., 0.6—0.8 см шир., появляются после цветения, осенью. Цветонос 9—11 см дл.; крыло 2.5 см дл.; цветоножка одной длины с крылом. Наружные листочки околоцветника 2.3—2.5 см дл. и 0.8 см шир., вогнутые — 1.2 см дл., 0.6 см шир. Тычинки 0.5—0.6 см дл., пыльники с острием, $2n=24$.

По опушкам пихтового и елового лесов, среди папоротников.

Распространение: Греция.

3. *G. corcyrensis* Stern

Snowdr. and Snowfl., 34 (1956). — *G. praecox* Hort. Allen, Journ. R. Hort. Soc., 13 : 180 (1891) nomen nudum. — *G. corcyrensis* Shortt, Gard. Chron. New Ser., 20 : 728 (1883) nomen nudum; Baker Handb. Amaryll., 17 (1888) nomen nudum. — *G. nivalis* f. *corcyrensis* Beck, Wiener

Ill. Gartenz., 19 : 51 (1894). — *G. nivalis corcyrensis* Halacsy, Consp. Fl. Graec., 3 : 206 (1904), suppl. № 1 : 103 (1908). — *G. imperati f. australis* Zodda, Fl. Ital. Exicc. № 726 (1904).



Рис. 3. *G. nivalis* ssp. *angustifolius* из окрестностей Нальчика.
а — общий вид растения; б — элементы цветка.

Луковица 1.5 см дл. и 1.5 см в диам.; влагалище до 4 см дл. Листья зеленые, сизые, линейные, с тупой и плоской верхушкой, появляющиеся в ноябре, сразу после цветения, до 18 см дл. и 0.6 см шир., цветонос более 8 см выс.; крыло 3 см дл.; цветоножка 2.5 см дл., наружные листочки околоцветника 2.1 см дл. и 0.9 см шир.; внутренние — 1.1 см дл. и 0.5—0.6 см шир., с зеленым пятном вокруг выемки у верхушки. Тычинки около 5 см дл., пыльники с острием, $2n=24$.

Природное местообитание неизвестно.

Распространение: острова Корфу и Сицилия.

4. *G. graecus* Orph.

Ex Boiss., Fl. Orient., 5 : 145 (1882). — *G. nivalis* subsp. *graecus* (Orph. ex Boiss.) Gottlieb-Tannenhain, Abh. Zool.-bot. Ges. Wien, 2, 4 : 40 (1904). — *G. bulgaricus* (Velen. ined. 1886) Velenovsky, Fl. Bulgar., 539 (1891); — *G. gracilis* Čelakovsky, Sitzungsber. k. Bohm. Ges. Wiss. Math.-nat. Cl., 1891, 184—198 (1891).

Луковица 1.5 см дл. и 1—1.2 см в диам.; влагалище 3.5 см дл. Листья зеленые, сизые, всегда волнистые, до 7 см дл. и 0.5—0.7 см шир. во время цветения. Цветонос 7—9 см дл.; крыло до 3 см дл.; цветоножка равна или длиннее крыла. Наружные листочки околоцветника около 2.5 см дл. и 0.7 см шир., внутренние — 1.1 см дл., около 5 см шир. Тычинки около 0.7 см дл., пыльники с острием, $2n=24$.

В предгорьях и горах по лесным опушкам и в лесах.

Распространение: Греция, Болгария, Румыния.

5. *G. elwesii* Hook.

Curt. Bot. Mag., 101, t. 6166 (1875). — *G. elwesii* var. *whittallii* Arnot, Gard. Chron., Ser. 3, 24 : 466 (1898).

Луковица 2.5—3 см дл. и 1.8—2.2 см в диам.; влагалище до 5 см дл. Листья зеленые, сизые, 7—10 см дл., 1.5—3 см шир., с клубочком на верхушке. Цветонос 10—13 см дл.; крыло 3—3.5 см дл.; цветоножка 2—2.5 см дл. Наружные листочки околоцветника обратнойцевидные, около 2 см дл., 1.3 см шир., внутренние — 1.1 см дл., около 0.6 см шир., с зеленым пятном вокруг выемки у верхушки и у основания. Тычинки около 0.7 см дл., пыльники с острием, $2n=24$, 48.

Приурочен к горным местообитаниям.

Распространение: Малая Азия и острова Эгейского моря. Для Сев. Греции, Болгарии и Югославии Стерн принимает установленную Бэком разновидность, давая к ней следующую синонимику и отличия.

G. elwesii var. *maximus* (Velen.) G. Beck, Wiener Ill. Gartenz., 19 : 55 (1894). — *G. maximus* Velenovsky, Fl. Bulgar. 540 (1891). — *G. graecus* Orph. var. *maximus* (Velen.) Hayek, Prodr. Fl. Balcan., 3 : 102 (1932).

Отличается эта разновидность от *G. elwesii* волнистостью листьев, свойственной *G. graecus*, и листьями от 1 до 1.5 см, редко 2 см шир. Изучение этой разновидности в природе показало, что имеется ряд переходных форм от типичного *G. elwesii* к *G. graecus*. Это обстоятельство дает основание предполагать, что *G. elwesii* var. *maximus* является гибридом между двумя указанными видами. В дальнейшем этот вопрос намечено тщательно изучить (в совместной работе с Д. Д. Делипавловым).

6. *G. plicatus* M. B.

Fl. Taur.-cauc. 3 : 225 (1819). — *G. nivalis* subsp. *plicatus* (M. B.) Gottlieb-Tannenhain, Abh. Zool.-bot. Ges. Wien, 2, 4 : 35 (1904). — *G. latifolius* Salisb. Gen. Pl. 95 (1866), non Rupr. — *G. plicatus* var. *excelsior* Beck, Wiener Ill. Gartenz., 19 : 57 (1894).

Луковица 2—3 см дл., 2—2.8 см в диам.; влагалище 4—6 см дл. Листья зеленые, сизые, линейные, с краями загнутыми книзу, во время цветения 8—12 см дл., и 0.4—0.8 см шир. Цветонос 12—16 см дл.; крыло 3—5 см дл.; цветоножка 2.5—3.5 см дл. Наружные листочки околоцветника 2.5—3 см дл., 1.8—1.5 см шир., сильно вогнутые, внутренние — 1—1.1 см дл. и 0.8—1 см шир., с зеленым пятном вокруг выемки у верхушки. Тычинки 0.7 см дл., с острием, $2n=24$.

В предгорьях и горах, по опушкам леса, среди кустарников.

Распространение: Румыния, Молдавия, Крым.

7. *G. byzantinus* Baker

Gard. Chron., Ser. 3, 13 : 226 (1893). — *G. plicatus* var. *byzantinus* (Baker) Beck, Wiener Ill. Gartenz., 19 : 57 (1894); — *G. nivalis* subsp. *byzantinus* (Baker) Beck, Gottlieb-Tannenhain, Abh. Zool.-bot. Ges. Wien, 2, 4 : 41 (1904).

Луковица 2 см дл. и 2.5 см в диам.; влагалище 8 и более см дл. Листья зеленые, сизые, ланцетовидные, с краями, загнутыми на нижнюю сторону. Цветонос 11 см дл.; крыло 4 см дл.; цветоножка 3 см дл. Наружные листочки околоцветника 2.2 см дл. и 1.2 см шир.; внутренние листочки околоцветника 1.1 см дл., с пятном у верхушки вокруг выемки и у основания. Тычинки 0.8 см дл., пыльники с острием, $2n=24$.

Открытые задерненные места, среди кустарников.

Распространение: Малая Азия — Босфор, азиатское побережье, Göksu.

Sect. 2. *Viridifolii* Kem.-Nath., Тр. Тифл. бот. сада, 11 : 177, (1947), emend. Artiusch. hoc loco. — Reihe *Nivales* Beck, Wiener Ill. Gartenz., 19 : 47 (1894), p. p. — Sect. *Glaucifolii* Kem.-Nath., l. c. 182, p. min.

p. — Subgen. *Plicatanthus* Traub et Mold., *Herbertia*, 14 : 112 (1947). — Subgen. *Eugalanthus* Traub et Mold., l. c. 104, p. min. p. — Ser. *Latifolii* Stern, Snowdr. and Snowfl., 20, (1956) p. p.

Foliorum epiderma e cellulis rectangularibus constans. Species Caucasi et Asiae Minoris (parte eius boreali-occidentali exclusa).

Листья имеют эпидерму с прямоугольными клетками. Подснежники, произрастающие на Кавказе и в Малой Азии, за исключением северо-западной части последней.

Lectotypus sectionis *G. platyphyllus* Traub et Mold. (= *G. latifolius* Rupr.)

1. Листья не сизые 2.
- + Листья сизые 8.
2. Листья плоские в почкосложении 3.
- + Наружный лист охватывает внутренний в почкосложении . . . 5.
3. Листья ярко-зеленые 10. *G. lagodechianus* Kem.-Nath.
- + Листья тусклые, но без сизого налета 4.
4. Наружные листочки околоцветника около 2 см длины 9. *G. cilicicus* Baker.
- + Наружные листочки околоцветника от 2 до 2.5 (3) см длины 8. *G. transcaucasicus* Fomin.
5. Внутренние листочки околоцветника с выемкой на верхушке . . . 6.
- + Внутренние листочки околоцветника без выемки на верхушке . . . 7.
6. На внутренних листочках околоцветника зеленое пятно только под выемкой 4. *G. ikariae* Baker.
- + На внутренних листочках околоцветника зеленое пятно под выемкой и у основания 7. *G. fosteri* Baker.
7. Пыльники тупые; внутренние листочки околоцветника с закругленной верхушкой 5. *G. platyphyllus* Traub et Mold.
- + Пыльники с острием; внутренние листочки околоцветника с закругленной или притупленной верхушкой . . . 6. *G. krasnovii* Khokhr.
8. Листья 2—2.5 см шир. 9.
- + Листья, как правило, 1—1.6 см шир. 1. *G. caucasicus* (Baker) Grossh.
9. Цветки до 1.5 см дл.; плоды не развиваются 3. *G. bortkewitschianus* G. Koss.
- + Цветки от 1.5 до 2 см дл.; плоды развиваются 2. *G. alpinus* Sosn.

1. *G. caucasicus* (Baker) Grossh.

(рис. 4)

Pl. Or. Exsicc., Fasc. 1 : 4 (1924). — *G. nivalis* ssp. *caucasicus* Baker, Gard. Chron., Ser. 3, 10 : 313 (1887). — *G. nivalis major* (Redoute) Rupr., Gartenfl., 17 : 131 (1868).

Луковица 2.4—4 см дл., 1.5—2 см в диам.; влагалище 4.5—5 (2—8) см дл. Листья темно-зеленые, сизые, линейные, во время цветения 4—6.5 см дл. и 1.4 см шир., с почти плоской верхушкой. Цветонос 5—6 см дл.; крыло 2.5—3.5 см дл.; цветоножка немного короче крыла. Наружные листочки околоцветника вогнутые, обратнояйцевидные, 1.7—2 см дл., 0.8—1 см шир.; внутренние — 0.8—0.9 см дл. и 0.5—0.6 см шир., с пятном вокруг выемки у верхушки. Тычинки 0.6—0.7 см дл., пыльники с небольшим острием. $2n=24$.

В горных лесах средней и нижней зоны.

Распространение: Центральное Закавказье (Тбилисский район), Западное Предкавказье (Ставропольский район).

2. *G. alpinus* Sosn.

Вестн. Тифл. бот. сада, 19 : 28 (1911). — *G. schaoricus* Kem.-Nath. Зам. по сист. и геогр. раст., 13 : 6 (1947).

Луковица 2.0—2.5 (3.0) см дл. и 1.5—2 см в диам., влагалище 3.5—6 см дл. Листья темно-зеленые, сизые, широколанцетные, во время цветения 5—7 см дл. и 1.5—1.8 см шир. Цветонос 6—9 см дл.; крыло 3.5—5 см дл.; цветоножка слегка короче крыла. Наружные листочки околоцветника вогнутые, обратнояйцевидные, 1.5—2 см дл.; внутренние — 0.8—0.9 см дл., 0.5—0.6 см шир., с выемкой у верхушки и зеленым пятном вокруг выемки. Тычинки 0.6—0.7 см дл.; пыльники с небольшим острием. $2n=24$.

От нижнего до альпийского пояса, среди разреженных под влиянием выпаса кустарников, на выходах известняковых скал, на альпийских выпасаемых лугах.

Распространение: Зап. Закавказье, район Шаорского водохранилища; юго-западное Закавказье, районы Боржоми, Бакуриани, Кеды.

3. *G. bortkewitschianus* G. Koss

Бот. мат. Гербария Бот. инст. АН СССР, т. 14 : 130 (1951).

Луковица 3—4 см дл., 2—3 см в диам.; влагалище 3—6 см дл. Листья темно-зеленые, сизые, ланцетовидные, во время цветения от 2.5 до 6 см дл. и 1.2—1.4 см шир. Цветонос 4—6 см дл.; крыло 2.5 (до 4 см) дл.; цветоножка равна или немного длиннее крыла. Наружные листочки околоцветника 1.5 см дл. и 0.8—1 см шир., вогнутые, обратнояйцевидные; внутренние листочки околоцветника 0.8—0.9 см дл. с выемкой у верхушки и зеленым пятном вокруг выемки. Тычинки 0.6—0.7 см дл.; пыльники с небольшим острием. $2n=24$.

Растет под пологом букового леса на рыхлой перегнойной почве.

Распространение: Сев. Кавказ, верховья р. Каменки, где этот вид встречается на площади 5—6 га; в других местах не обнаружен.



Рис. 4. *G. caucasicus* из окрестностей Тбилиси. а — общий вид растения; б — элементы цветка.

4. *G. ikariae* Baker

(рис. 5)

Gard. Chron., Ser. 3, 13 : 506 (1893). — *G. woronowii* Losinsk., Флора СССР, т. 4 : 794 (1934). — *G. ikariae* subsp. *ikariae* Stern, Snowdr. and Snowfl., 48 (1956).

Луковица 2—3 см дл. и 2—2.5 см в диам.; влагалище 2—5 см дл. Листья во время цветения 12—16 см дл., 1—2 см шир., ярко-зеленые, с желтоватым оттенком, с жирным блеском, слегка закрученные. Цветонос 10—15 см дл.; крыло 2.5—3.5 см дл.; цветоножка 2—3 см дл. Наружные листочки околоцветника обратнойцевидные, слабовогнутые, 1.5—2 (2.3) см дл., 0.8—1.0 (1.2) см шир.; внутренние — 0.8—1.0 см дл. и 0.4—0.5 см шир., с выемкой и зеленым пятном у верхушки. Тычинки 0.6—0.7 см дл., пыльники с острием на верхушке. $2n=24$.

В лесах предгорий, на Черноморском побережье Кавказа произрастает совместно с *G. krasnovii*.

Распространение: Зап. Закавказье — от Туапсе до Батуми, восточная часть Черноморского побережья Турции; о. Икария.

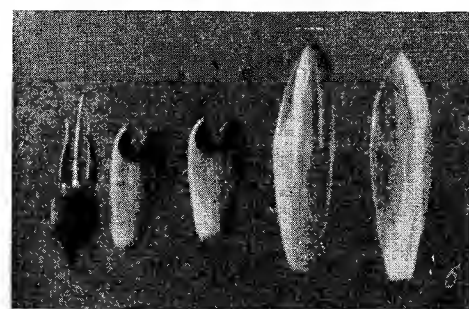


Рис. 5. *G. ikariae* (= *G. woronowii*) из окрестностей Сухуми.

а — общий вид растения; б — элементы цветка.

5. *G. platyphyllus* Traub et Mold.

Herbertia, 14 : 110 (1947). — *G. latifolius* Rupr., Gartenfl., 17 : 130 (1868). — *G. ikariae* subsp. *latifolius* Stern, Snowdr. and Snowfl., 50 (1956).

Луковица 4—5 см дл. и 2.5—3 см в диам., влагалище 3—5 см дл. Листья темно-зеленые, блестящие, во время цветения 15—16 см дл. и 3—3.5 см шир. Цветонос 20—22 см дл.; крыло 3—5 см дл.; цветоножка 1.5—2 см дл. Наружные листочки эллиптические или продолговатойцевидные, 2.2—2.7 см дл., 0.8—1.5 см шир., с заостренной верхушкой; внутренние — 0.8—1 см дл. и 0.5 см шир., с закругленной, без выемки верхушкой, с зеленым пятном неопределенной формы. Тычинки 0.4—0.5 см дл., пыльники тупые, на верхушке без острия. $2n=24$.

Субальпийский и альпийский пояс, иногда спускается по склонам в ущелья.

Распространение: Западная часть Главного Кавказского хребта (от Гагаринского хребта на восток и до пунктов немного восточнее Крестового перевала).

6. *G. krasnovii* Khokhr.

Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., 63, 4 : 140 (1963).

Луковица 2—2.5 см дл., 2—2.5 см в диам.; влагалище 6—9 см дл. Листья во время цветения 12—16 см дл., 1—2 см шир., ярко-зеленые, с жирным блеском, слегка закрученные. Цветонос 12—15 см дл.; крыло 2.5—3.5 см дл., со слабо выраженными зелеными киями; цветоножка 2—3 см дл. Наружные листочки околоцветника обратнойцевидные, слабовогнутые, 1.5—2 см дл., 0.8—1 см шир., внутренние — ланцетовидные, 1—1.5 см дл., с притупленной или заостренной верхушкой, с расплывчатым зеленым пятном у верхушки. Тычинки 0.6—0.7 см дл., пыльники с острием. $2n=24$.

Среди буковых, грабовых или смешанных лесов, на прогалинах, по днищам влажных ущелий.

Распространение: Кавказ — Черноморское побережье Кавказа (от Нов. Афона до Батуми). Турция — Артвинский округ.

7. *G. fosteri* Baker

Garden Chron., Ser. 3, 5 : 458 (1889). — *G. latifolius* Rupr. f. *fosteri* (Baker) G. Beck, Wiener Ill. Gartenz., 19 : 56 (1894).

Луковица 2.5 см дл., 2 см в диам.; влагалище до 5 см дл. Листья темно-зеленые, 15—17 см дл. и 1.7—2.6 см шир., отогнутые, с плоской верхушкой. Цветонос до 9 см выс.; крыло 6 см дл.; цветоножка до 3.6 см дл. Наружные листочки околоцветника 2.6 см дл., 1.2—1.5 см шир., внутренние — 1.2 см дл., 0.6 см шир., с зеленым пятном вокруг выемки у верхушки и у основания. Тычинки около 0.6 см дл., пыльники с острием, $2n=24$.

В предгорьях и горах, по опушкам леса, среди кустарников.

Распространение: Малая Азия и Ливан.

8. *G. transcaucasicus* Fomin

Опред. раст. Кавказа и Крыма, 1 : 281 (1907). — *G. nivalis* y *caspius* Rupr., Gartenfl., 17 : 132 (1868). — *G. caspius* (Rupr.) Grossh., Фл. Кавказа 1 : 244 (1928).

Луковица 1.5—2 (2.5) см дл., 1.2—1.5 см в диам. Влагалище 4—6 (8) см дл. Листья темно-зеленые, матовые, но без воскового налета, линейные, во время цветения 10—14 см дл. и 0.5—1 см шир. Цветонос 8—13 см дл.; крыло 2.5—3 см дл.; цветоножка равна или слегка длиннее (редко короче) крыла. Наружные листочки околоцветника обратнойцевидные, 1.5—2.5 см дл. и 0.7—1 см шир., внутренние — 0.8—1 см дл., 0.5—0.6 см шир., с зеленым пятном вокруг выемки у верхушки. Тычинки 0.6—0.7 см дл., пыльники с острием на верхушке. $2n=24$.

В лесах предгорий.

Распространение: Кавказ — Талышские горы; Малый Кавказ; Турция — Понтийские горы.

9. *G. cilicicus* Baker

Gard. Chron., Ser. 3, 21 : 214 (1897). — *G. nivalis* subsp. *cilicicus* (Baker) Gottlieb-Tannenhein, Abh. Zool.-bot. Ges. Wien, 2, 4 : 33 (1904). — *G. rizehensis* Stern, Snowdr. and Snowfl., 37 (1956).

Луковица 1.5—2.2 см дл. и 2 см в диам.; влагалище — 4—5.5 см дл. Листья темно-зеленые, матовые, но без сизого налета, линейные, во время цветения 10—16 см дл., до 1 см шир. Цветонос 12—18 см дл.; крыло 2.5—3 см дл.; цветоножка короче, равна или длиннее крыла. Наружные листочки околоцветника обратнойцевидные, 1.9—2.1 см дл., 0.6—0.8 см шир., внутренние — 0.9—1 см дл., с зеленым пятном вокруг выемки у верхушки. Тычинки 0.7 см дл., пыльники с острием. $2n=24$, 36.

В предгорьях и горах по опушкам, среди кустарников.

Распространение: Малая Азия — район Трабзона и Киликии.

10. *G. lagodechianus* Kem.-Nath.

Зам. по сист. и геогр. раст. Инст. бот. АН ГрузССР, 13 : 5 (1947). — *G. ketzhowelii* Kem.-Nath., Тр. Тбл. бот. инст., 11 : 181 (1947). — *G. cabardensis* G. Koss; Бот. мат. Гербария Бот. инст. АН СССР, 14 : 133 (1951). — *G. kemulariae* Kuthath., Зам. по сист. и геогр. раст., 23 (1963).

Луковица 2.5—3 см дл. и 1.5—2 см в диам.; влагалище — 4—6 (9) см дл., листья плоские, темно-зеленые, блестящие, без воскового налета, линейные, во время цветения 10—12 см дл. и 0.6—0.8 см шир. Цветонос 7—10 см дл.; крыло 3—4 см дл.; цветоножка равна или чуть короче крыла. Наружные листочки околоцветника обратнойцевидные, 1.5—2.5 (3) см дл. и 0.8—1 см шир., с выемкой у верхушки и зеленым пятном вокруг нее. Тычинки 0.6—0.8 см дл., пыльники с острием на верхушке. $2n=24$.

От субальпийского до нижнего лесного пояса.

Распространение: Кавказ — Главный Кавказский хребет (районы Нальчика, Орджоникидзе, Хасавюрта, Лагодехи, Закатал, Нухи, окрестности Тбилиси, [Сагурами], монастырь Зедзени).

Основные родственные группы видов были намечены нами в предыдущей статье (Артиушенко, 1965). За это время удалось получить дополнительные данные о *G. fosteri*. Он весьма близок к кавказским подснежникам секции *Viridifolii* — *G. ikariae*, *G. krasnovii*, *G. platyphyllus*, так как имеет прямоугольные клетки эпидермы, однако отличается от них наличием пятна у основания внутренних листочков околоцветника и полостями в листьях, не свойственными этой группе. По этому последнему признаку он сходен с такими видами, как *G. lagodechianus* и *G. transcaucasicus*. Весьма возможно, что *G. fosteri* является связующим звеном между этими двумя группами подснежников.

В предыдущей работе мы писали о несомненной близости *G. rizehensis* к *G. transcaucasicus*. Эти виды оказались очень близки и по строению эпидермы листьев: у обоих видов клетки эпидермы прямоугольные.

Изучение живых образцов и гербарного материала по *G. cilicicus* показало, что у него строение клеток эпидермы резко отличается от строения клеток у *G. nivalis* и полностью идентично таковому у *G. rizehensis* и *G. transcaucasicus*. Помимо этого, полученные из Англии живые образцы *G. cilicicus* разрешили противоречие относительно листьев этого подснежника.

В первоописании Бэкера они характеризуются как зеленые, а в описании Стерна — как сизые. Как выяснилось, листья оказались действительно зелеными, а не сизыми, что полностью опровергает принадлежность *G. cilicicus* к виду *G. nivalis*. Полученные нами данные дают основание для объединения *G. cilicicus* и *G. rizehensis* в один вид под приоритетным названием *G. cilicicus*.

Изучая *G. cilicicus* (= *G. rizehensis*) по немногим живым экземплярам, равно как и по имевшемуся в нашем распоряжении гербарному материалу, мы не имели возможности изучить весь веер его внутривидовой изменчивости. Поэтому мы затрудняемся с определенностью сказать, что *G. cilicicus* и *G. transcaucasicus* — один и тот же вид. Следует отметить, что хотя для *G. cilicicus* было известно хромосомное число $2n=24$, Л. И. Свешниковой по нашим образцам было установлено иное хромосомное число — $2n=36$. Следовательно, и по этому признаку он сходен с *G. rizehensis*, для которого характерно $2n=24$ и 36. Для *G. transcaucasicus* известно только число $2n=24$.

Не совсем ясны для нас еще два вида, осеннецветущие, с пограничными ареалами — *G. reginae-olgae* и *G. corcyrensis*. По-видимому, это весьма близкие виды, отличающиеся только временем появления листьев. К сожалению, экология их не известна, хотя она помогла бы решить вопрос о самостоятельности этих двух видов.

Относительно происхождения рода *Galanthus* следует сказать, что наиболее вероятно предположение о происхождении его от рода *Leucojum*. Предковая группа этих двух родов возникла в северной и центральной

Европе, а под влиянием оледенения переместилась на юг (Испания, Португалия, Сев. Африка) и на восток (Кавказ, Малая Азия). Из этой предковой группы в западной части Средиземноморья возник род *Leucojum*, в восточной — род *Galanthus* (Stern, 1956).

Данные хромосомных чисел подтверждают этот взгляд: в роде *Leucojum* мы имеем ряд основных хромосомных чисел от 7 до 11; основное число 12, наблюдаемое у подснежников, продолжает этот усложняющийся ряд.

Эволюция рода *Galanthus* представляется нам в таком виде. Наиболее древней группой подснежников мы считаем виды секции *Nivales*, характеризующиеся плоскими листьями в почкостроении, эпидермальными клетками, суженными к концам, и крупными полостями в листьях. Все эти признаки свойственны и видам рода *Leucojum*, соприкасающимся ареалами с представителями рода *Galanthus*. Хромосомные числа подснежников этой группы — $2n=24$.

Представители секции *Viridifolii* имеют прямоугольные клетки эпидермы, часть видов не имеет ясно выраженных полостей в листьях, почкостроение в пределах секции — двух типов, но преобладает тип с листьями, охватывающими друг друга; особенно примечателен для этой секции полиплоидный ряд $2n=24, 36, 72$.

Наличие в секции полиплоидов уже достаточное свидетельство того, что именно эта секция подснежников является более молодой. Следует заметить, что в пределах Кавказа виды с наибольшими хромосомными числами приурочены к Главному Кавказскому хребту, который подвергался значительному оледенению в четвертичном периоде, тогда как Колхидская низменность не была затронута оледенением. Там-то и сохранились наиболее древние подснежники, такие как *G. ikariae*.

Мы не склонны в данном случае придавать эволюционное значение признаку отсутствия или наличия на листьях воскового налета, как это делают некоторые авторы (Кемулярия-Натадзе, 1947). Скорее всего это признак экологического значения, показатель более сухих и открытых солнцу местообитаний подснежника.

ЛИТЕРАТУРА

- Артиушенко З. Т. (1958). [Рецензия на кн.] F. C. Stern, 1956. Snowdrops and Snowflakes. Бот. журн., 6. — Артиушенко З. Т. (1965). К систематике рода *Galanthus*. Бот. журн., 10. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Кемулярия-Натадзе Л. М. (1947). К изучению кавказских представителей рода *Galanthus* L. Тр. Тбилисск. инст. бот., 11. — Кос Ю. И. (1951). Новые кавказские виды рода *Galanthus* L. Бот. мат. герб. Бот. инст. В. Л. Комарова АН СССР, XIV. — Лозина-Лозинская А. С. (1935). Род *Galanthus* L. Флора СССР, IV. — Свешникова Л. И. (1966). Хромосомные числа некоторых видов рода *Galanthus* L. из южной Европы и Малой Азии. Бот. журн. — Baker J. G. (1888). Handbook of the *Amaryllidaceae*. — Baker J. G. (1897). *Galanthus cilicicus*. Gard. Chron., Ser. 3, 21. — Beck G. v. M. a. n. a. g. e. t. t. a. (1894). Die Schneeglöckchen. Eine monographische Skizze der Gattung *Galanthus*. Wiener Ill. Gartenz., Jahrg. 19, 2. — Stern F. C. (1956). Snowdrops and snowflakes. — Traub H. R. a. H. W. M. o. l. d. e. n. k. e. (1947). The tribe *Galantheae*. Herbertia, 14.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

A CRITICAL REVIEW OF THE GENUS *GALANTHUS* L.

By Zinaida T. Artiushenko

SUMMARY

This paper comprises a critical review of the system of the genus *Galanthus*. The author proposes her own system of this genus and classifies the species of *Galanthus* into two sections: sect. *Nivales* and Sect. *Viridifolii*. Keys for the identification of species are given.

On the basis of a number of anatomical and morphological characters, as well as of the data of Caryology and Geography, the author considers the series *Nivales* to be more ancient.

УДК 581.48 : 582.394.72

А. Е. Бобров

МОРФОЛОГИЯ СПОР СЕМЕЙСТВА *OSMUNDACEAE*

С 4 таблицами рисунков

(Получено 30 XII 1965)

А. Е. БОБРОВ. A CONTRIBUTION TO THE SPORE MORPHOLOGY OF *OSMUNDACEAE*

Сем. *Osmundaceae* до сих пор не имеет определенного места в системе папоротникообразных. По признакам генеративных и вегетативных органов его помещают в *Eusporangiatae* вместе с сем. *Marattiaceae* и *Ophioglossaceae*. По особенностям органов спороношения его сближали с *Leptosporangiatae*, указывая на родство с *Plagiogyriaceae* (Тахтаджян, 1956; Ching, 1958). Другие располагали его между *Leptosporangiatae* и *Eusporangiatae* (Hirmer, 1927; Sporne, 1962). По типу же развития гаметофита *Osmundaceae* стоит особняком среди всех папоротникообразных (Stokey a. Atkinson, 1956).

Признаки, сближающие *Osmundaceae* с *Eusporangiatae* — одновременность развития спор в спорангии, сходный тип прорастания спор (Nishida, 1965), характерные прилистники с комиссурами, эндотрофная микориза и наличие хлоропластов в спорах. Наиболее своеобразной особенностью в развитии гаметофита *Osmundaceae* является биполярное прорастание с развитием ризоида на проксимальной стороне споры и группы проталлиальных клеток на дистальной.

В отличие от *Osmundaceae* *Leptosporangiatae* обладают спорами, относящимися к так называемому «триполярному» типу прорастания. В этом типе группы проталлиальных клеток располагаются по экватору споры.

Для заростков *Osmundaceae*, так же как и для заростков *Eusporangiatae*, характерна полиэмбриония, способность к неограниченному росту в течение ряда лет и регенерация.

Признаками, сближающими *Osmundaceae* и *Leptosporangiatae*, является то, что материнские клетки спор, так же как и тапетум, развиваются из одной клетки, тогда как у *Eusporangiatae* (*Ophioglossaceae* и *Marattiaceae*) развитие тапетума и материнских клеток спор происходит из различных клеток.

Что касается указанного родства с *Plagiogyriaceae*, то споры этого семейства сильно отличаются по своей морфологии от спор *Osmundaceae*: они плосковыпуклые, с характерной редкой, округлобугорчатой скульптурой, в то время как споры *Osmundaceae* более или менее шаровидные, с густой, папиллярно-бородавчатой скульптурой.

Нами были перечислены признаки, сближающие *Osmundaceae* или с *Eusporangiatae* или с *Leptosporangiatae*; но имеются признаки, которые соединяют эти оба подразделения папоротникообразных. Так, например, в спорах *Osmundaceae* содержится хлорофилл. Хлорофилл содержат также

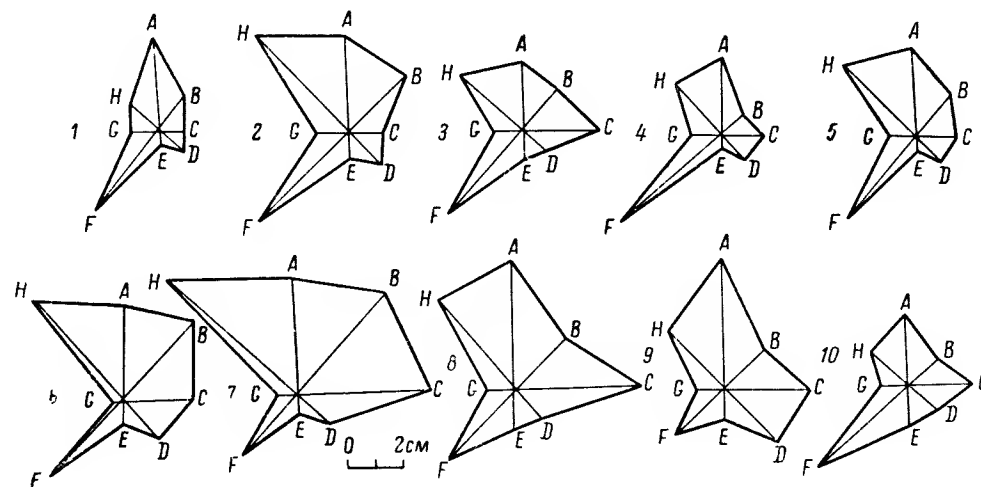


Таблица I

Полигональные графики признаков спор сем. *Osmundaceae*.

1 — *Todea barbara* (L.) Moore (Южная Африка); 2 — *Leptopteris fraseri* (Hook. et Gr.) Presl (Нов. Каледония); 3 — *Osmunda claytoniana* L. (США, Пенсильвания); 4 — *O. cinnamomea* L. (США, Флорида); 5 — *O. javanica* Bl. (Гонконг); 6 — *O. regalis* var. *mexicana* Fée (Мексика); 7 — *O. regalis* L. (Алжир); 8 — *O. regalis* var. *plumieri* (Tausch) Milde (Корсика); 9 — *O. regalis* var. *obtusifolia* Desv. (Мадагаскар); 10 — *O. regalis* L. (Швеция). Буквы на осях соответствуют буквам в графе «Условное обозначение» на текстовых таблицах 1 и 2.

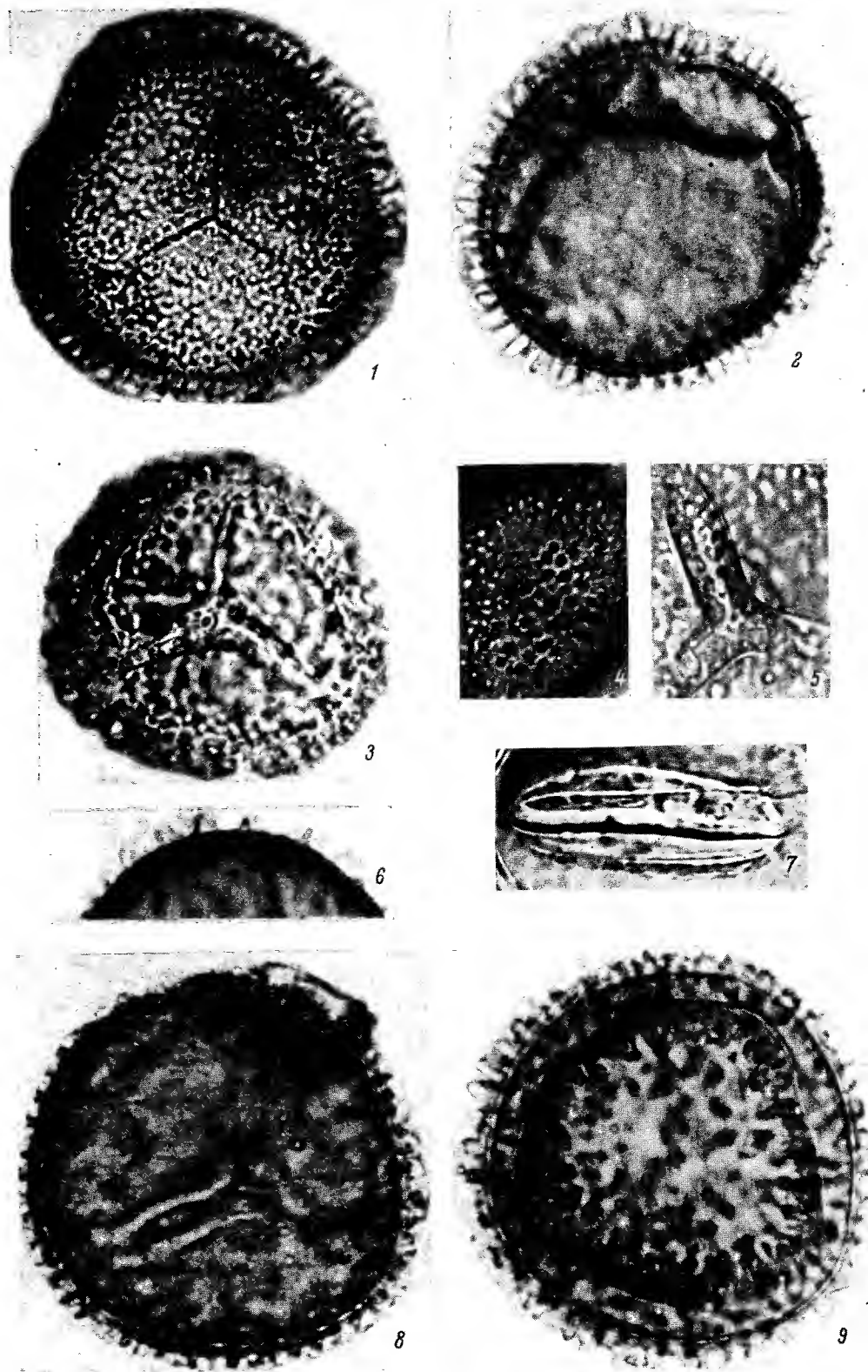


Таблица II

Микрофотографии спор сем. *Osmundaceae*. Увел. 900.

1 — *Todea barbara* (L.) Moore (Южная Африка); 2 — *Leptopteris fraseri* (Hook. et Gr.) Presl (Нов. Каледония); 3 — *Osmunda claytoniana* L. (США, Пенсильвания); 4 — *Leptopteris superba* (Col.) Presl (Нов. Зеландия); 5, 8 — *Osmunda banksiifolia* (Presl) Cop. (Япония); 6 — *O. cinnamomea* L. (США, Алабама); 7 — *O. cinnamomea* L. (США, Нью-Йорк); 9 — *O. cinnamomea* L. (Бразилия, Минаес Жерайс).

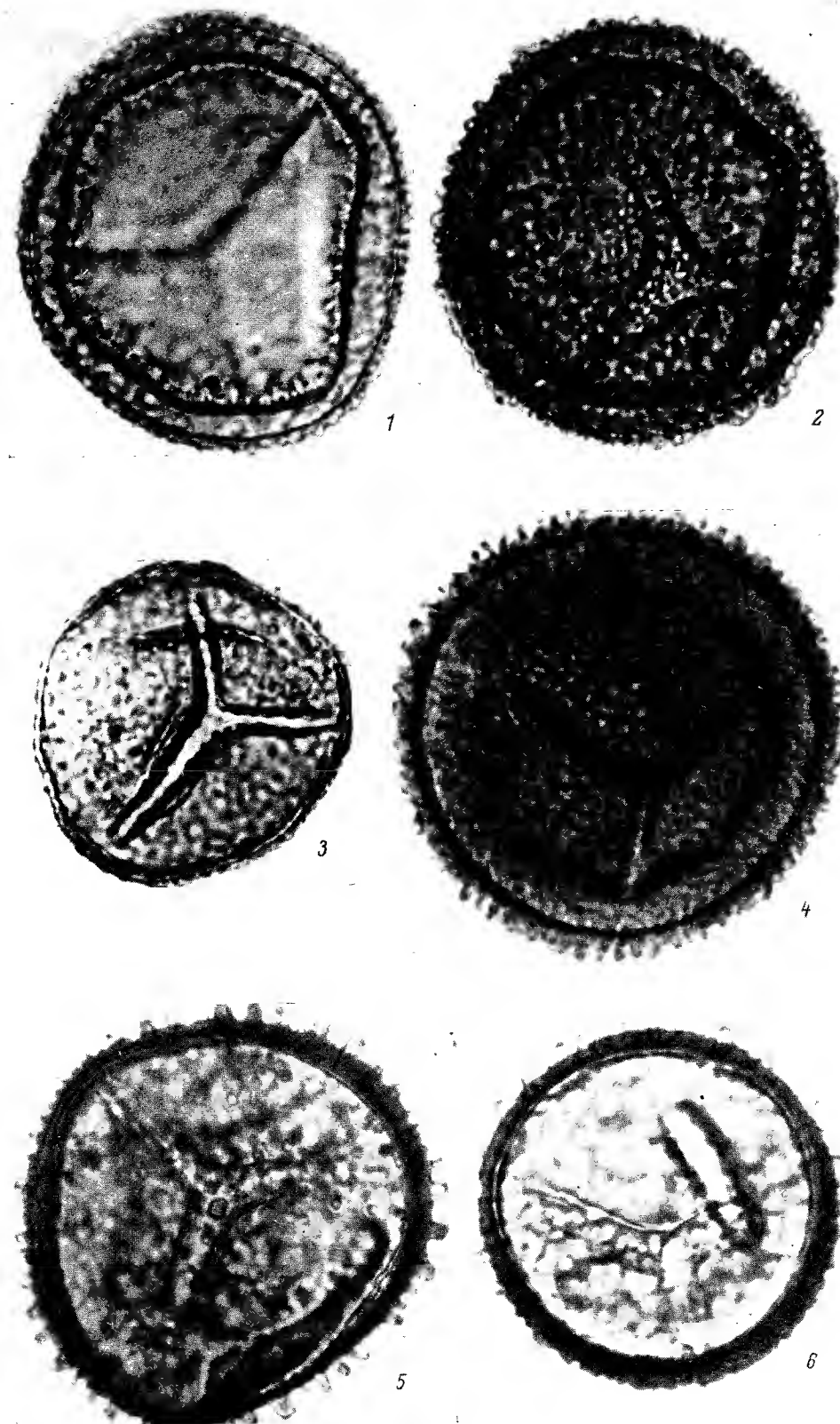


Таблица III

Микрофотографии спор *Osmunda* L. Увел. 900.

1 — *Osmunda lancea* Thunb. (Япония); 2 — *O. cinnamomea* L. (Гималаи); 3 — *O. cinnamomea* L. (Япония); 4 — *O. regalis* L. (Китай, Гуандун); 5 — *O. javanica* Bl. (Гонконг); 6 — *O. japonica* Thunb. (Китай, Гуандун).

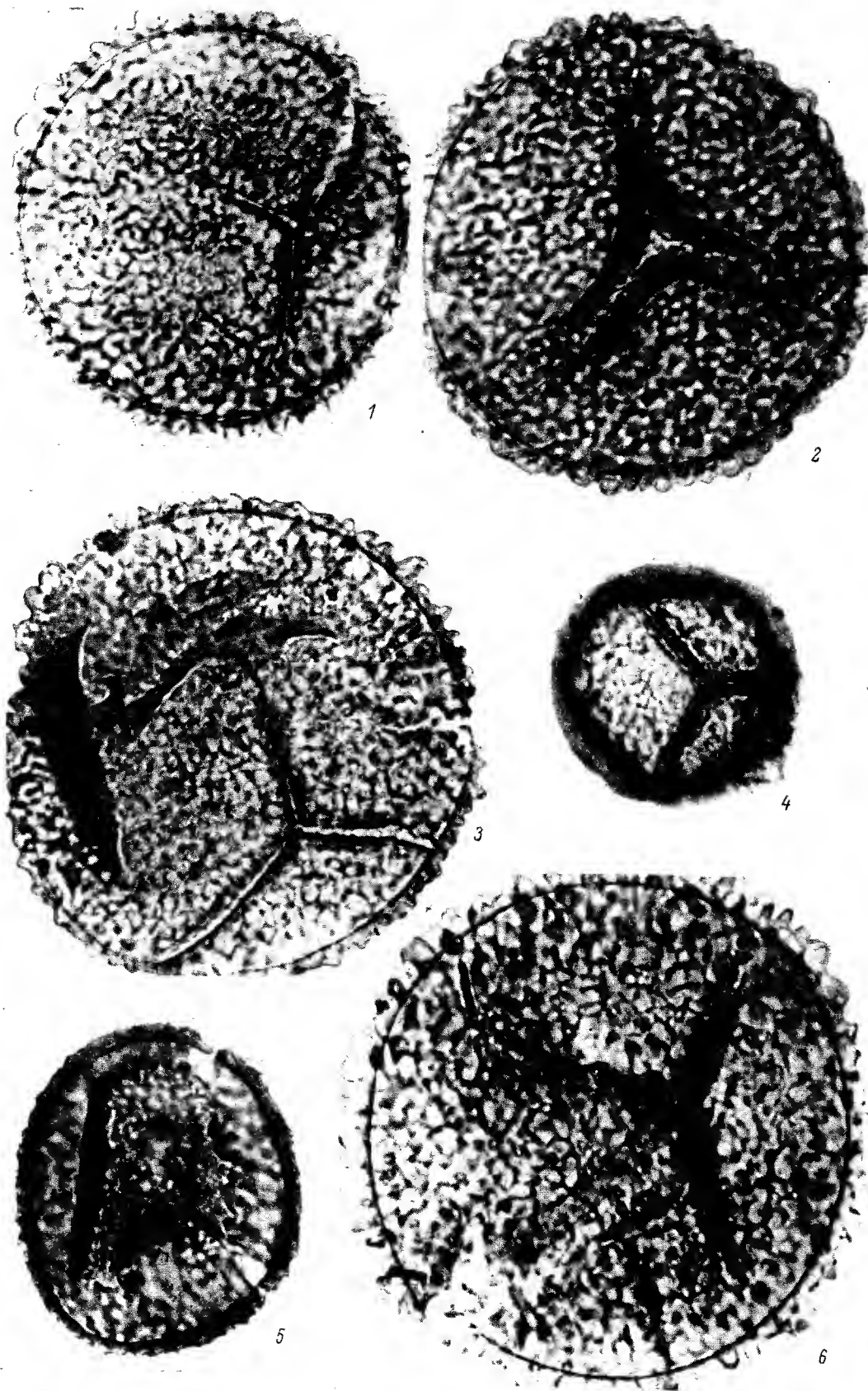


Таблица IV

Микрофотографии спор *Osmunda* L. Увел. 900.

1 — *Osmunda regalis* L. (Швеция); 2 — *O. regalis* var. *spectabilis* Gray. (США, Кентукки); 3 — *O. regalis* var. *obtusifolia* Desv. (Мадагаскар); 4 — *O. regalis* var. *pumila* Drude (Пруссия); 5 — *O. regalis* L. (Португалия); 6 — *O. regalis* L. (Аджария).

и споры *Ophioglossaceae* (*Eusporangiatae*) *Hymenophyllaceae*, *Onocleaceae* и *Grammitidaceae*, но в дальнейшем у последних трех семейств (*Leptosporangiatae*) он разрушается в процессе развития, в то время как у *Osmundaceae* и *Ophioglossaceae* он сохраняется.

Развитие спорофита в семействе осмундовых может происходить как из одной клетки (*Leptosporangiatae*), так и из нескольких (*Eusporangiatae*) инициальных клеток.

Для *Eusporangiatae* характерно большое количество спор в спорангии. У *Ophioglossaceae* оно достигает 15 000, у *Marattiaceae* — 1450—7500, у *Osmundaceae* их 256—512, приблизительно столько же, сколько и у *Hymenophyllaceae*, в то время как у подвинутых *Leptosporangiatae* их 32—64.

Морфологические особенности оболочек спор *Osmundaceae* скорее указывают на связь с *Leptosporangiatae* (*Hymenophyllaceae*), чем на связь с *Eusporangiatae*. Однако форма спор, характер лучей рубца отличают споры *Osmundaceae* от спор тех и других.

Сем. *Osmundaceae* — одно из древнейших семейств папоротникообразных. Ископаемые находки растений, относимых к этому семейству, известны еще с карбона. Расцвет *Osmundaceae* был в мезозое, откуда было описано более 10 родов, после чего наступает постепенное вымирание этой широко ранее распространенной группы.

Споры, относимые к роду *Osmunda* L., отмечаются с перми, в то время как споры типа *Todea* Willd. или *Todites* Seward (близкий к *Todea* Willd. ископаемый род) известны с верхней перми и триаса; споры *Leptopteris* Presl в ископаемом состоянии не определялись.

Настоящая работа по морфологии спор представляет часть исследования по систематике и морфологии сем. *Osmundaceae*. Нами были исследованы споры всех трех родов и 13 видов из 20, принадлежащих к этому семейству.

Споры *Osmundaceae*, как уже отмечалось, не похожи на споры других семейств папоротников. Для них особенно характерны — крупный размер, радиальная симметрия, шаровидная форма, наличие трехлучевого тетрадного рубца на проксимальной стороне и однолучевой щели на дистальной. Интересно то, что однолучевая щель обнаруживается у всех видов, но не у всех спор. Возможно, что наличие однолучевой щели на дистальной стороне спор связано с биполярным типом прорастания.

О наличии дистальных апертур у спор папоротников в литературе почти нет указаний (Куприянова, 1965). Биполярность апертур отмечалась только для *Pteridospermae* и как рудимент — у *Coniferae*. Остается неясным и вопрос о наличии периспория у спор *Osmundaceae*. Некоторые исследователи (Marengo, 1956; Tardieu-Blot, 1963) отмечали, что при ацетоллизе верхний слой оболочки отстает от нижележащих слоев и этим напоминает периспорий. Наше электронномикроскопическое исследование поперечных срезов необработанных ацетоллизным методом спор подтвердило отделение наружного слоя от внутренних слоев. Наружный слой, несущий скульптурные элементы, как выяснилось, имеет гомогенную структуру и напоминает наружный слой экзины пыльцы голосеменных и покрытосеменных, у которых периспорий отсутствует. Для окончательного решения вопроса о наличии периспория у спор *Osmundaceae* необходимо сравнение наших срезов со срезами спор, где хорошо выражен периспорий. Названия слоев оболочки даны по Тардье-Бло (Tardieu-Blot, 1963).

Задачей нашего исследования является главным образом выяснение вопроса о том, различаются ли виды *Osmundaceae* по спорам.

Материал для исследования был взят из Гербария Ботанического института АН СССР. Было изучено 140 образцов спор из различных местообитаний. Споры обрабатывались ацетоллизным методом и фотографировались с иммерсией при увеличении 900. Были изготовлены и электронные микрофотографии срезов спор двух видов *Osmunda* L.

Так как была необходима статистическая обработка большого количества материала, то для иллюстрации были построены полигональные

графики. Они были составлены для сравнения спор всех исследованных видов и для учета внутривидовой изменчивости.

Полигональные графики еще не использовались в отечественной ботанической литературе, поэтому мы опишем здесь способ их построения.

Впервые они были применены Хатчинсоном (Hutchinson, 1936, 1940, — цит. по: Davidson, 1947) для сравнения популяций внутри одного таксона и ряда таксонов между собой. Дальнейшее развитие этого метода получило отражение в статьях Дэвидсона (Davidson, 1947), Лева и Надо (Love a. Nadeau, 1961) и в учебниках Бенсона (Benson, 1962), а также Дэвиса и Хейвуда (Davis a. Heywood, 1963). Преимущества полигональных графиков заключаются в том, что таксоны могут наглядно сравниваться по числу варьирующих признаков. По графику можно судить о размахе варьирования, о корреляциях признаков и о надежности их выбора. Нами было выбрано 8 признаков спор: А — диаметр спор в μ ; В — высота бугров в μ ; С — ширина бугров в μ ; D — длина луча тетрадного рубца в μ ; Е — отношение ширины бугра к толщине оболочки споры; F — отношение длины тетрадного рубца к диаметру споры; G — процент деформации спор и H — толщина оболочки спор в μ . Численные значения признаков были отложены в произвольном масштабе на концах четырех взаимно пересекающихся линий. Полученные точки затем соединялись. Очертания фигур отражают совокупность выбранных количественных признаков спор изучаемых таксонов. В зависимости от количественных показателей признаков общие очертания фигур будут различны.

СЕМ. OSMUNDACEAE

К семейству относится 3 рода и около 20 видов, обитателей тропических, субтропических и умеренных областей земного шара.

Представители *Osmundaceae* — часто крупные папоротники с толстым коротким стволом, покрытым остатками черешков вай и придаточными корнями. Вайи достигают 2—3 м длины.

Произрастают по берегам морей и океанов, по берегам ручьев и рек, нередко поднимаясь в горы до 2000—2500 м над ур. м. Встречаются в широколиственных лесах умеренного климата и горных лесах тропиков.

Споры радиально-симметричные, более или менее шаровидные, в очертании округлые или овально-округлые, 33.6—100.8 μ в диаметре. Лучи тетрадного проксимального рубца большей частью тонкие, слабо заметные, по длине меньше или равны радиусу споры, 14—42 μ дл. У спор *Todea* Willd. и *Leptopteris* Presl тетрадный рубец почти незаметен или полностью редуцирован, в этом случае на проксимальной стороне имеется тонкий западающий участок оболочки. У спор всех родов *Osmundaceae* имеется однолучевая дистальная щель; в тех случаях, когда щель отсутствует, на ее месте наблюдается тонкий эластичный участок оболочки, выполняющий функцию гармогата. В связи с наличием дистального гармогата споры приобретают лодочковидную форму. Щель на дистальной стороне меньше диаметра споры. Оболочка от 2 до 8 μ толщины (со скульптурой), трехслойная, чаще видны два слоя. Экзэкина светло-желтая, скульптурная. Выросты скульптуры разнообразной формы: от полшаровидных и сглаженнобугорчатых, до столбиковидных и шиповидных. Густота выростов варьирует, они большей частью довольно редко расположены на поверхности. Мезэкина толстая и плотная, наиболее темная. Эндэкина тонкая, светло-желтая, иногда почти незаметная.

Признаки спор *Osmundaceae* постоянны для всех родов и видов, за исключением явно сборного вида *Osmunda regalis* L.

Osmunda L.

(Табл. I, 3—10; II, 3, 5—9, табл. III, 1—5; IV, 1—6)

Род насчитывает около 14 видов, представителей тропических, субтропических и умеренных областей всех континентов за исключением Австралии.

Представители этого рода — обитатели тропических, хорошо дренированных почв болот, берегов ручьев и рек — произрастают в приморской полосе океанов и морей, в горных лесах, поднимаясь на высоту 2000—2500 м над ур. м. Некоторые авторы (Bizzarri, 1963; Meusel и др., 1965) рассматривают наиболее широко распространенный вид *O. regalis* L. как субокеанический.

В настоящее время указать количество видов рода *Osmunda* затруднительно, ввиду незаконченности систематической части нашей работы. Нами были исследованы споры 8 видов и 6 разновидностей.

В несколько устаревшей монографии Мильде (Milde, 1868), приводятся лишь 9 видов с большим количеством подвидов, разновидностей и форм.

Род подразделяется на 3 подрода: *Euosmunda* Presl, *Osmundastrum* Presl и *Plenazium* Presl. Первые два на основании признаков спор близки, тогда как третий хорошо отличается толстой оболочкой и толстыми краями лучей рубца.

Споры более или менее шаровидные, в очертании округлые, 53.2—100.8 μ в диаметре.

Характер лучей тетрадного проксимального рубца варьирует у разных видов; они обычно тонкие, толстые же только у *O. javanica* Bl. и *O. banksiifolia* (Presl) Kuhn — 22.4—37.8 μ , по длине меньше или равны радиусу споры. Дистальная щель присутствует у спор всех видов, но там, где ее нет, наблюдается гармогата, в виде округлого или продолговатого, погруженного и утонченного участка оболочки.

Выросты скульптуры разнообразной формы — столбиковидные, шиповатые, округлоконические, уплощенные, довольно редкие. Споры *Osmunda* L. отличаются от спор *Todea* Willd. и *Leptopteris* Presl большим размером, характером выростов скульптуры и их более редким расположением. Данные по морфологии спор отдельных видов и разновидностей сведены в таблицу (табл. 1), на основании которой построены полигональные графики (табл. I).

К подроду *Osmundastrum* Presl относятся 2 вида — *O. claytoniana* L. и *O. cinnamomea* L. Споры *O. claytoniana* L. характеризуются уплощенными выростами скульптуры, в то время как у спор *O. cinnamomea* L. выросты высокие, столбиковидные. Виды различаются и толщиной оболочки спор (табл. II, 3, 6, 9).

Споры *O. cinnamomea* L. из Японии отличаются более мелкими размерами, меньшей шириной бугров (табл. III, 3). Возможно прав Ферналд (Fernald, 1930), отделяющий японскую *O. cinnamomea* L. от североамериканской под названием *O. cinnamomea* var. *asiatica* Fernald.

Споры *O. cinnamomea* L. из Гималаев имеют крупный размер, сравнительно более толстую оболочку и менее высокие столбиковидные выросты (табл. III, 2).

Хорошо отличаются от видов подрода *Osmundastrum* Presl представители подрода *Plenazium* Presl. Для спор видов этого подрода — *O. javanica* Bl. и *O. banksiifolia* (Presl) Kuhn, характерны толстая оболочка и толстые края лучей тетрадного рубца. У спор *O. javanica* Bl. выросты скульптуры более высокие и лучи тетрадного рубца более длинные, чем у спор *O. banksiifolia* (Presl) Kuhn. По конфигурации полигональных графиков споры *O. javanica* Bl. приближаются к спорам *Leptopteris* Presl (табл. I, 2, 5).

Споры *O. bromeliifolia* (Presl) Cop., *O. mildei* C. Chr. и *O. vachellii* Hook. из этого же подрода у нас отсутствовали.

К подроду *Euosmunda* Presl относится большинство видов рода. *O. japonica* Thunb., часто рассматриваемая как разновидность *O. regalis* L., по спорам прекрасно отличается от типичной шведской *O. regalis* L. (табл. III, 6; табл. IV, 1). Споры *O. japonica* Thunb. по скульптуре оболочки несколько напоминают споры *O. cinnamomea* L. У обоих последних видов велик процент спор с дистальной щелью.

ТАБЛИЦА 1

Признаки спор видов *Osmunda* L.

Признаки	Особенности спор											
	<i>Osmunda</i> Presl						<i>Osmunda</i> Presl					
	<i>O. regalis</i> s. l.						<i>O. regalis</i> s. l.					
	<i>O. spectabilis</i> A. Gray	<i>O. palustris</i> Schreb.	<i>O. mexicana</i> Fée	<i>O. obtusifolia</i> Desv.	<i>O. plumieri</i> Tausch	<i>O. lancea</i> Thunb.	<i>O. gracilis</i> Link	<i>O. javanica</i> Bl.	<i>O. banksii</i> (Presl) Kuhn	<i>O. cinnamomea</i> L.	<i>O. claytoniana</i> L.	
	Швеция	США	Бразилия	Мексика	Мадагаскар	Корсика	Квантунг	Япония	Бот. сад в Ленинграде	Квантунг	Япония	США
Основные обозначения	ролина											
	скультура											
	густо-напряженно-бугорчатая	стлаженно-бугорчатая	стлаженно-бугорчатая	густо-разнообразно-бугорчатая	рассеянно-бугорчатая	густо-округло-бугорчатая	стлаженно-бугорчатая	шиповидно-бугорчатая	густо-стлаженно-бугорчатая	густо-бугорчатая	притупленно-шиповидная	густо-стлаженно-бугорчатая
	58	77	78.4	89.6	93.8	73.5	54.6	53.2	64.4	59.5	61.6	58.8
	1.87	2.5	1.25	3.75	1.25	2.5	3.75	1.25	1.25	1.87	1.87	1.25
Средний диаметр спор (в м)	1.25—3.75	1.25—1.87	1.25—2.5	3.12	1.25—3.87	2.5—6.25	1.87—2.5	1.25—1.87	0.62—1.25	1.25—1.87	1.25—3.75	1.25—2.5
	27.5	25.9	32.2	37.8	23.8	27.3	22.4	23.8	28	29.4	22.4	23.8
	1—1.5	0.3—0.45	0.3—0.4	0.5—0.6	0.5—0.9	0.9—1.3	0.3—0.45	0.5	0.25	0.3—0.4	0.3	0.23—0.5
	0.47	0.33	0.41	0.42	0.25	0.37	0.41	0.44	0.43	0.49	0.39	0.41
	9	38	28	6	16	19	12	19	15	31	21	27
Толщина оболочки (в м)	2.5	3.75	3.1—3.75	5—6.25	2.5—3.75	4.4—5.7	5.7	2.12—3.75	2.5—5	3.75—4.37	8.12	2.5—3.75
	4	3.5	3.5	4	4.5	23	20	10	5	10	7.5	3.5
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

O. lancea Thunb. отличается от *O. regalis* L. меньшими размерами, низкими выростами скульптуры, более короткими и тонкими лучами рубца (табл. III, 1). Споры южноамериканской *O. gracilis* Link по величине несколько больше спор типичной *O. regalis* L. из Швеции. Они меньше спор здесь же произрастающей *O. regalis* var. *palustris* Schrad. Споры *O. gracilis* Link отличаются более тонкими и высокими выростами скульптуры, толстой оболочкой и довольно высоким процентом деформации.

Самым трудным и интересным является вопрос о систематическом положении *O. regalis* L. Некоторые данные к разрешению этого вопроса нам удалось получить при изучении морфологии спор.

Из анализа карт ареала распространения *O. regalis* L. (Polunin, 1960; Фаталиев, 1961; Bizzarri, 1963; Meusel, и др., 1965) можно заключить, что этот вид произрастает и в глубине континентов, а не только по берегам океанов и морей.

Споры *O. regalis* L. из Европы хорошо разделяются на 2 формы — континентальную и океаническую. К первой форме относятся мелкие, темно-желтые споры с толстой оболочкой, длинными лучами рубца и небольшими выростами скульптуры (табл. IV, 4, 5). Растения с мелкими спорами распространены по атлантическому побережью Европы, по берегам Балтийского и Средиземного морей.

Вторая форма характеризуется крупными светло-желтыми спорами с тонкой оболочкой и крупными округлыми выростами. Эта форма присуща растениям торфяных болот, побережий ручьев и рек. Споры из Польши, Аджарии, Турции принадлежат к этой форме. Сюда же относится и типичная, описанная Линнеем из Смоландии *O. regalis* L. (табл. IV, 1, 3, 6).

Следует отметить, что подобная же дифференциация спор на 2 формы нами наблюдалась и у растений юго-востока Северной Америки. Споры североамериканской *Osmunda* L. относятся к *O. regalis* var. *spectabilis* Gray, которая отличается от типичной шведской *O. regalis* L. более крупными размерами и широкими лучами тетрадного рубца (табл. IV, 2).

Споры *O. regalis* var. *mexicana* (Fée) Milde сильно отличаются от спор *O. regalis* var. *spectabilis* Gray, по большинству признаков они приближаются к спорам *O. regalis* L. из Аджарии (табл. I, 6, 7).

Споры мадагаскарской *O. regalis* var. *brevifolia* Desv. своеобразны, они напоминают споры *O. regalis* var. *plumieri* (Tausch) Milde из Средиземноморья. От спор шведской *O. regalis* L. они отличаются большими размерами, короткими лучами рубца и более толстой оболочкой (табл. I, 8, 9). Обособленность спор мадагаскарской разновидности подтверждается и общим обликом растения.

Споры средиземноморской *O. regalis* var. *plumieri* (Tausch) Milde отличаются от спор *O. regalis* L. из Швеции большими размерами, более высокими и широкими буграми, более толстой оболочкой, высоким процентом деформации и большим процентом спор с дистальной щелью. Однако следует отметить, что Пичи-Сермолли (Pichi-Sermolli, 1954) рассматривает эту разновидность всего лишь как форму *O. regalis*.

O. regalis L. из Китая отличается по спорам от *O. regalis* L. из Швеции и *O. japonica* Thunb. более толстой оболочкой и высокими шиповидными выростами.

Как мы видим, в пределах *O. regalis* s. l. имеется много своеобразных форм, что указывает на сборность этого таксона.

Todea Willd.

(Табл. I, 1; табл. II, 1)

Монотипный или олиготипный род, включающий 1—2 вечнозеленых вида, произрастающих как на открытых болотистых местах, так и в сухих местообитаниях Южной Африки, Южной Австралии, Тасмании и на северном острове Новой Зеландии.

ТАБЛИЦА 2

Признаки спор видов *Todea* Willd. и *Leptopteris* Presl

Признаки	Условное обозначение	<i>Todea</i> Willd.		<i>Leptopteris</i> Presl		
		<i>T. barbara</i> (L.) Moore	<i>T. rivularis</i> G. Kunze	<i>L. fraseri</i> (Hook. et Grev.) Presl	<i>L. superba</i> (Col.) Presl	<i>L. wilkersoniana</i> (Brack.) Christ.
		родина				
		Африка	Австралия	Нов. Каледония	Нов. Зеландия	Бот. сад в Ленинграде
		скульптура				
		густо-столбиковидно-бугорчатая	сглаженно-бугорчатая	рыхловато-шиповатая	шиповато-бугорчатая	рыхловато-шиповатая
Средний диаметр спор (в μ)	A	69.4	54.6	56	49	63
Высота бугров (в μ)	B	1.87	1.25	3.75	1.25—2.5	3.45
Ширина бугров (в μ)	C	0.62—1	0.75—1.25	0.75—1.25	1.25—1.87	0.37—1.25
Длина луча рубца (в μ)	D	35.5	23.8	26.6	17.4	28
Отношение ширины бугра к толщине оболочки	E	0.35	0.35	0.32	0.36	0.22
Отношение длины луча к диаметру споры	F	0.37	0.43	0.47	0.62	0.44
Процент деформации (в %)	G	23	26	22	20	23
Толщина оболочки (в μ)	П	1.25	1.87	2.5	2.5	1.87
Процент спор с дистальными апертурами	—	3	3	8	3	3

Австралийскую разновидность *T. barbara* var. *rivularis* G. Kunze некоторые систематики (Mettenius, 1857; Kuhn, 1879) рассматривали в качестве самостоятельного вида.

Споры более или менее шаровидные, в очертании округлые, 44—84 μ в диаметре (табл. 2).

Лучи тетрадного проксимального рубца тонкие, по длине меньше или равны радиусу споры, 19.6—42 μ .

Оболочка может достигать 2 μ толщиной. Выросты скульптуры широко-столбиковидные, на верхушке уплощенные. У спор африканского вида выросты скульптуры более низкие и более густо расположенные, тогда как у *T. barbara* var. *rivularis* G. Kunze они более высокие и редкие.

Характерными признаками спор *Todea* Willd. являются широко-столбиковидные выросты, тонкая оболочка спор и недлинные, тонкие лучи тетрадного рубца. Оболочка тоньше и выросты скульптуры более густо расположенные, чем у спор *Osmunda*. В отличие от спор *Leptopteris* Presl споры *Todea* Willd. обладают более высокими и более редко расположенными выростами скульптуры.

Leptopteris Presl

(Табл. I, 2; табл. II, 2, 4)

Олиготипный род из 6—7 листопадных видов, обитателей тенистых мест во влажных горных лесах южной Австралии, Нов. Каледонии, Нов. Зеландии и островов Океании. Некоторые ботаники (Hooker, 1857; Hooker a. Baker, 1874; Seward a. Ford, 1903) объединяли этот род с *Todea* Willd. Вайи *Leptopteris* Presl очень тонкие, травянистые, тогда как вайи *Todea* Willd. кожистые, вечнозеленые.

Споры более или менее шаровидные, в очертании округлые или овально-округлые, 42—70 μ в диаметре.

Лучи тетрадного проксимального рубца очень тонкие, меньше радиуса споры, 16.8—30.8 μ длины. Нами было замечено, что у некоторых спор проксимальный рубец почти не виден — это отмечал и Харрис (Harris, 1956).

Оболочка 2.5 μ толщиной. Выросты скульптуры высокие, шиповидные, столбиковидные, изогнутоконические, на верхушке слегка уплощенные, густо расположенные, напоминают выросты скульптуры спор *Osmunda* L.

От спор *Osmunda* L. споры *Leptopteris* Presl отличаются меньшими размерами, густотой расположения выростов скульптуры, толщиной лучей рубца и толщиной оболочки.

Споры *Leptopteris* Presl хорошо отличаются от спор *Todea* Willd. шириной выростов, длиной лучей тетрадного рубца и толщиной оболочки.

Заключение

Споры *Osmundaceae* обладают целым комплексом своеобразных, весьма варьирующих признаков и отличаются от спор всех семейств папоротникообразных. Споры *Osmundaceae* — самые крупные, снабжены хлорофиллом и быстро теряют всхожесть. Для спор всех видов *Osmundaceae* характерно наличие биполярных апертур и биполярного типа прорастания, редкого у папоротникообразных.

Наружный слой оболочки, несущий скульптуру, является гомогенным и, как показало исследование срезов спор при помощи электронного микроскопа, легко отделяющимся от нижележащих слоев. Этот наружный слой по структуре сходен с наружным слоем оболочки голосеменных и покрытосеменных.

Споры *Osmundaceae* обнаруживают большое разнообразие в строении оболочки, характере выростов скульптуры, длине и толщине лучей тетрадного проксимального рубца. При сравнении образцов спор таксонов из различных местообитаний была обнаружена некоторая изменчивость признаков при сохранении определенного типа спор.

Роды, подроды, а часто виды и разновидности осмундовых хорошо различаются по спорам.

Наше исследование подтвердило мнение о сборности *O. regalis* L. По спорам разновидности *O. regalis* L. часто отличаются друг от друга как виды.

Представляется возможным различать как современные, так и ископаемые таксоны при помощи построения полигональных графиков признаков спор.

В заключение автор считает своим долгом выразить искреннюю благодарность И. А. Печонкиной за приготовление большого количества препаратов, Е. А. Мирославу и А. Е. Васильеву за помощь в изготовлении электронных микрофотографий и Л. А. Куприяновой за консультации при выполнении работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананова Е. Н. (1954). Споры *Osmunda cinnamomea* в межледниковых миндель-рисских отложениях у г. Лихвина. ДАН СССР, 95, 5. — Куприянова Л. А. (1965). Палинология *Amentiferae*. — Основы палеонтологии. (1963). (Водоросли — папоротники). Под ред. В. А. Вахrameева, Г. П. Радченко, А. Л. Тахтаджяна. — Попов А. А. и К. В. Прохорова. (1961). Морфология спор некоторых современных представителей рода *Osmunda* L. ДАН СССР, 137, 4. — Седова М. А. (1950). *Osmundaceae*. В кн.: Пыльцевой анализ, под ред. И. М. Покровской. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. — Фаталеев Р. А. (1961). Сарматские папоротники из междуречья Куры и Йори. Бот. журн., 9. — Atkinson R. a. A. G. Stokely. (1964). Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. Phytomorphology, 14, 1: 51—70. — Benson L. (1962). Plant classification. — Bizzarri M. P. (1963). Ricerche geobotaniche su «*Osmunda regalis*» in Liguria. Webbia, 17, 2: 367—402. — Bower F. O. (1923—1928). The Ferns (*Filicales*). I—III. — Ching R. C. (1958). The fern genus *Plagiogyria* on the mainland of Asia. Acta Phytotax. Sin., 7, 2: 105—154. — Ching R. C. (1959). Flora

Reipublicae Popularis Sinicae. II. — Christ H. (1897). Die Farnkrauter der Erde. — Christ H. (1910). Die Geographie der Farne. — Davidson J. F. (1947). The polygonal graph for simultaneous portrayal of several variables in population analysis. *Madroño*, 9, 4: 105—110. — Davis P. H. a. W. H. Heywood. (1963). Principles of angiosperm taxonomy. — Erdtman G. (1957). Pollen a. spore morphology. — Fernald M. L. (1930). Some varieties of amphigean species of *Osmunda*. *Rhodora*, 32: 71—76. — Harris W. F. (1955). A manual of the spores of New Zealand *Pteridophyta*. Bull. N. Z. Dept. Sci. Industr. Res., 116: 1—186. — Hewitson W. (1962). Comparative morphology of *Osmundaceae*. Ann. Miss. Bot. Gard., 49: 57—93. — Hirmer M. (1927). Handbuch der Paläobotanik. — Hooker W. J. (1857). Filices exoticae. — Hooker W. J. a. J. G. Baker. (1874). Synopsis filicum. — Knox E. (1938). The spores of *Pteridophyta* with observations on microspores in coal of Carboniferous Age. Trans. Bot. Soc. Edinb., 32, 3: 438—465. — Kuhn M. (1879). Cryptogamae vasculares in Botanik von Ost. Africa in Decken Reisen in Ost Africa. 3, 3. — Love D. a. L. Nadeau. (1961). The Hutchinson Polygraph, a method for simultaneous expression of multiple and variable characters. Canad. Journ. Gen. Cyt., 3, 3: 289—294. — Marengo N. E. (1956). The microscopic structure of the mature spores of the sensitive fern, the ostrich fern and the royal fern. Amer. Fern. Journ., 46: 97—104. — Mettenius G. (1857). Filices horti botanici Lipsiensis. — Meusel H. et al. (1965). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. — Milde J. (1868). Monographia generis *Osmundae*. — Nayar B. K. a. F. Kazmi. (1962). Plagiogyria. Bull. Nat. Bot. Gardens, 64. — Nishida M. (1965). Types of spore germination in the ferns. Journ. Jap. Bot., 40, 6: 161—171. — Pichi-Sermolli R. (1954). Adumbratio florum Aethiopiae. 3. *Ophioglossaceae*, *Osmundaceae*, *Shizaeaceae*. *Webbia*, 9, 2: 623—660. — Polunin N. (1960). Introduction to Plant Geography and some related sciences. — Seward A. C. a. S. O. Ford. (1903). The anatomy of *Todea* with notes on the geological history and affinities of the *Osmundaceae*. Trans. Linn. Soc. Lond., 2 ser., 6: 237—260. — Sporne K. R. (1962). The morphology of *Pteridophytes*. — Stoekey A. G. (1940). Spore germination and vegetative stages of the gametophytes of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. Bot. Gaz., 101: 759—790. — Stoekey A. G. (1951). Duration of viability of spores of the *Osmundaceae*. Amer. Fern Journ., 41, 4: 111—115. — Stoekey A. G. a. L. R. Atkinson. (1956). The gametophyte of the *Osmundaceae*. Phytomorphology, 6, 1: 19—40. — Tardieu-Blot M. L. (1963). Sur les spores de *Lindsaeaceae* et de *Dennstaedtiaceae* de Madagascar et des Mascareignes, étude de palynologie appliquée à la systématique. Pollen et Spores, 5, 1: 67—86.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE SPORE MORPHOLOGY OF *OSMUNDACEAE*

By A. E. Bobrov

SUMMARY

Three genera and thirteen out of twenty species composing the family were studied. The occurrence of bipolar apertures and the bipolar type of germination, rather rare in ferns, is characteristic on the spores of all the species of *Osmundaceae*. Genera, subgenera, species and sometimes varieties can be distinguished on the basis of the spore characters.

For the comparison of the above mentioned taxa with respect to their spore characters polygonal diagrams of characters are given, hitherto never used in the Russian botanical literature.

УДК 581.162 : 591.158.1/633.11

Т. Б. Батыгина

ПРОЦЕСС ОПОЛОДОТВОРЕНИЯ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В РОДЕ *TRITICUM* L.

С 18 рисунками и 2 таблицами рисунков

(Получено 3 V 1965)

T. B. BATYGINA. THE PROCESS OF FERTILIZATION IN CASES OF REMOTE HYBRIDIZATION IN THE GENUS *TRITICUM* L.

Гибридизация отдаленных форм растений представляет большой практический интерес (Карпеченко, 1934; 1935; Вавилов, 1935; Зосимович, 1938; Поддубная-Арнольди, 1939а, 1964; Букасов и Камераз, 1948; Ми-чурин, 1948; Цицин, 1954, 1960; Жуковский, 1965 г., и др.). Однако использование метода отдаленной гибридизации в селекции связано с рядом трудностей. Главными из них являются: нескрещиваемость, стерильность отдаленных гибридов и сильное расщепление.

Получение гибридов с участием *T. monosocum* L. давно привлекает внимание селекционеров в связи с тем, что этот вид отличается особо высокой устойчивостью ко многим заболеваниям, особенно к различным видам ржавчин (Eriksson и Henning, 1896; Carleton, 1899; Biffen, 1907, 1912; Литвинов, 1912; Вавилов, 1913, и др.).

Однако попытки скрестить однозернянку с другими видами пшениц редко приводят к успеху. Так, например, Вильморен (Wilmoren, 1880) в течение 2 лет тщетно пытался получить гибриды с *T. monosocum*. Столь же безуспешными были попытки Чермака (Chermak, 1910 г.) скрестить *T. monosocum* с *T. aestivum*. Однако в 1884 г. Бейринку (Beijerink, 1884) и в 1911 г. Н. И. Вавилову (1913) удалось получить гибриды между *T. monosocum* и *T. aestivum* L., но гибриды оказались стерильными.

В 1936 г. Бларингхем и Куо Чун-чин (Blaringhem L. et Kuo Chun-chin, 1938) получили 2 зерна от скрещивания *T. monosocum* L. с *T. vulgare* Vill. (сорт 'Hybride de la Paix'). Первое поколение оказалось фертильным. Одно растение дало начало растениям типа однозернянки, другие — типа *T. vulgare*. Растения, полученные в следующих поколениях, назвали *T. monosocovulgare*. К сожалению, дальнейшая судьба этой разновидности остается неизвестной.

Отсутствие единой гипотезы, позволяющей объяснить удачу скрещиваний и получение жизнеспособных гибридных семян, обусловлено недостаточной изученностью эмбриональных процессов, происходящих при отдаленной гибридизации.

В 1955 г. в Лаборатории эмбриологии Ботанического института АН СССР (БИН) под руководством Е. Н. Герасимовой-Навашиной нами было начато исследование процессов оплодотворения при отдаленной гибридизации в роде *Triticum* (реципрокные скрещивания *T. monosocum* (n=7) с *T. aestivum* (n=24)). Параллельно О. А. Хведынич проводи-

лись работы по изучению эмбриологических процессов при отдаленной гибридизации в роде *Crepis*.

Исходный материал для работы был предоставлен нам М. М. Якубци-нером из коллекции пшениц Всесоюзного института растениеводства. Скрещивания проводились в течение 3 лет в Ленинградской области. Кастрировано и опылено было около 5000 цветков. Опыление кастрированных цветков в основном производилось целыми пыльниками. Этот метод значительно повышает удачу гибридизации и является более эффективным, так как в пыльниках дольше сохраняется жизнеспособность пыльцы. Кроме того, одновременное созревание пыльников и пестика (Батыгина, 1954; Скурыгина, 1963).

Материал фиксировался темпорально через каждые 5 мин. в течение первого часа после опыления, а затем в течение 10 суток по следующей схеме.

Время от опыления до фиксации (в час.):

1.5—2—3—4—5—6—7—8—10—12—14—16—18—20—24—30—36—48

Далее материал фиксировался каждые сутки. Фиксация материала проводилась хроматоформолом по Навашину и Карнуа. Материал предварительно обрабатывался спиртом с уксусной кислотой (3:1) или мочевиной (0.5 г. на 100 см³ H₂O) (Батыгина, 1962). Через 20—30 мин. после начала фиксации производилась замена фиксатора свежим. Препараты окрашивались гематоксилином по Гайденгайну с подкраской конгокоринтом по Модилевскому и по Унну. Применялась также реакция Фельгена с разными подкрасками. Срезы делались толщиной от 10 до 25 м в зависимости от возраста завязи пшеницы и цели исследования.

По соображениям, которые будут изложены ниже, мы считаем возможным все эмбриологические процессы, происходящие при скрещивании *T. monosocum* с *T. aestivum*, разделить на 3 этапа, каждый из которых будет рассмотрен в соответствующем разделе настоящей статьи: 1) взаимоотношения мужского гаметофита с тканями пестика; 2) процесс оплодотворения; 3) развитие зародыша и эндосперма.

1. Взаимоотношения мужского гаметофита с тканями пестика

Предварительно исследования показали, что при реципрокных скрещиваниях *T. monosocum* и *T. aestivum* нормальное взаимодействие мужских и женских половых элементов может нарушаться уже с момента попадания пыльцы на рыльце (Батыгина, 1959, 1961; Батыгина и др., 1960), что выражается в дегенерации непроросших пыльцевых зерен. Вслед за этим мы наблюдали различные аномалии роста пыльцевых трубок (рис. 1).

По нашим данным, несовместимость пыльцевых трубок и пестика при скрещивании *T. monosocum* × *T. aestivum* получает морфологическое выражение уже через 15—30 мин. после опыления. Это проявляется в большом числе характерных вздутий («бульб») пыльцевых трубок, встречающихся по всей длине столбика (Батыгина, 1959). Интересно отметить, что при окраске железным гематоксилином содержимое пыльцевых трубок окрашивается резко неодинаково (некоторые участки в густо-черный цвет, тогда как другие в общий светло-серый тон (рис. 2). Подобных картин при нормальном опылении мы не наблюдали. Аномальные пыльцевые трубки, растущие в столбике рядом, часто сливаются, давая «синтетические» вздутия (Батыгина и др., 1961), причем эти образования могут возникать за счет слияния 2—5 и более пыльцевых трубок (рис. 2). Вздутия различаются как по величине, так и по форме. Часть вздутий заканчивается слепо и, по-видимому, в этом случае пыльцевые трубки вообще прекращают свой рост. В терминальный конец таких вздутий перемещаются спермии (Батыгина, 1959), в то время как в нормальных пыльце-

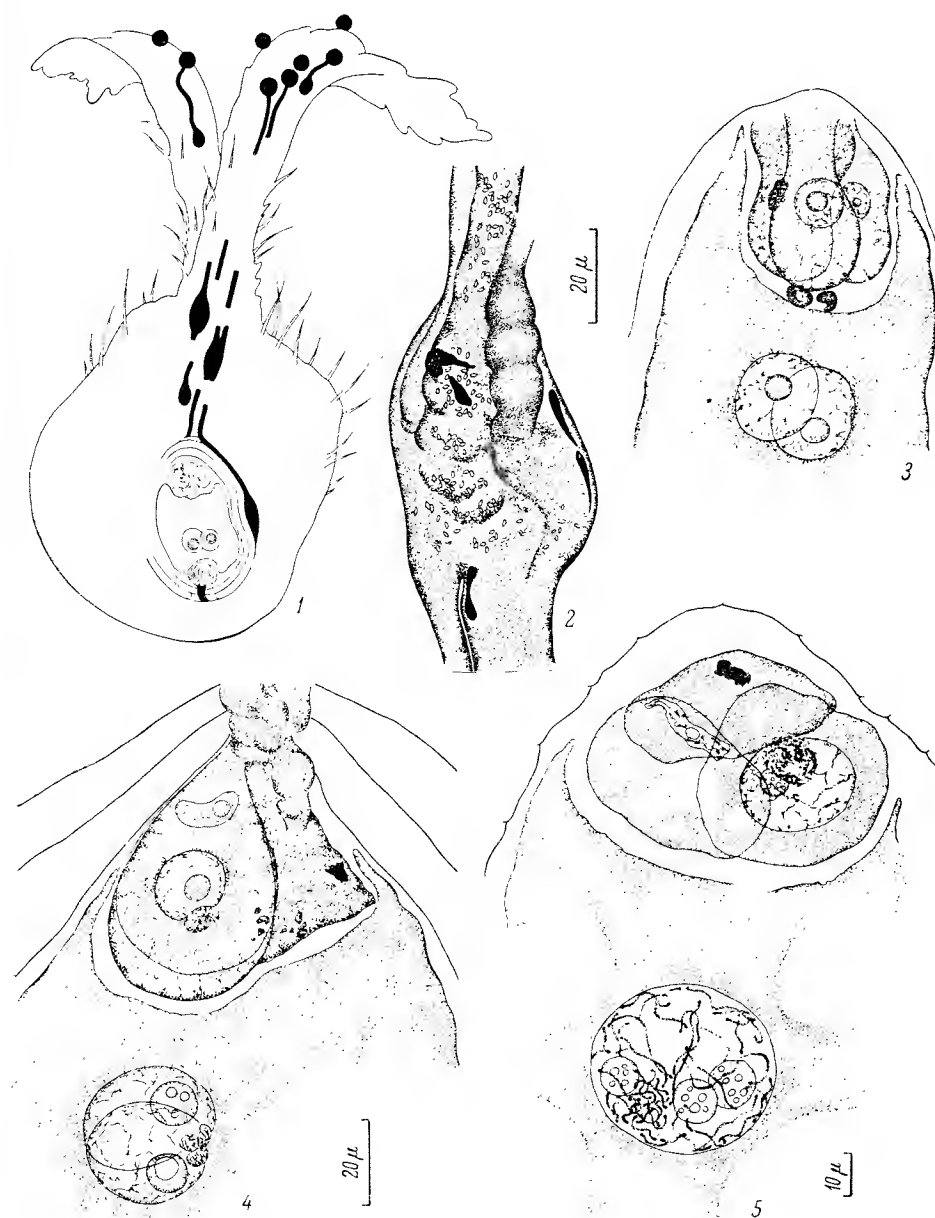


Рис. 1—5.

Рис. 1. Общий вид завязи пшеницы с прорастающими пыльцевыми трубками. (Схема).
Рис. 2. «Синтетическое» вздутие, образованное несколькими пыльцевыми трубками.
Рис. 3. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum monosocum* через 90 мин. после опыления пыльцой *T. aestivum*. Оба спермия находятся между оплодотворяемыми клетками в «щели».

Рис. 4. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum aestivum* через 3 часа после опыления пыльцой *T. monosocum*. Оба спермия *T. monosocum* на женских ядрах.
Рис. 5. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum aestivum* через 3 часа после опыления пыльцой *T. aestivum*.

вых трубках спермии обычно находятся на некотором расстоянии от кончика пыльцевой трубки, подобно тому как это имеет место у большинства других растений (Герасимова-Навашина, 1954). Некоторые из пыльцевых трубок после образования «вздутий» продолжают свой рост, причем можно наблюдать случаи, когда «вздутия» образуются 5—6 пыльцевыми трубками, а продолжают свой рост из них только 2 пыльцевые трубки.

При обратной комбинации скрещивания *T. aestivum* × *T. monosocum* наблюдается несколько иная картина. В этом скрещивании больше пыльцевых зерен отмирает уже на рыльце. Кроме того, аномальные образования трубок можно заметить только через 60—90 мин. после опыления, при этом пыльцевых трубок в пестике наблюдается значительно меньше.

Существует по крайней мере 3 точки зрения на характер нарушений взаимоотношений мужского гаметофита и тканей пестика. Большинство исследователей склонно рассматривать генетические причины этих нарушений с позиций физиолого-биохимической несовместимости тканей скрещиваемых видов.

Так, например, Е. А. Бритиков (1952, 1954), И. Н. Львова (1950, 1960а), В. А. Поддубная-Арнольди (1964) и др. видят причину той или иной реакции в наличии физиологической полярности как пестика, так и пыльцы, в результате чего пыльцевые трубки в процессе роста попадают в различные условия в тканях пестика. Ист (East, 1929) предложил иммунологическую гипотезу для объяснения несовместимости между тканями пестика и пыльцевыми трубками. Было установлено также наличие физиологических барьеров, которые препятствуют дальнейшему росту трубок (Subramanjam, 1953; Кахидзе, 1960, Батыгина и др., 1960), а Штраубу и некоторым другим исследователям удалось выделить фракции веществ, препятствующих росту пыльцевых трубок (Straub, 1947, 1954; Linskens, 1959; Tomkova, 1959; Brewbaker a. Majumder, 1964). Большой экспериментальный материал показывает, что успех при отдаленной гибридизации зависит также от возраста рыльца и пыльцы (Zederbauer, 1917; Bond, 1927; Sirks, 1928; Кузьмин, 1940; Долгушин, 1946; Мичурин, 1948; Поляков и Михайлова, 1950; Гулкян и Оганесян, 1952; Батыгина, 1954; Raikine, 1961; Скурыгина, 1963, и др.). В наших опытах с пшеницей также было установлено, что возраст рыльца и пыльцы может в сильной степени изменить характер взаимодействия обоих компонентов.

Скрещивания, как известно, могут иногда не удаваться вследствие морфологических особенностей цветка (Зайцев, 1924; Поддубная-Арнольди и Лодкина, 1945; Татаринцев, 1948, и др.).

Большая группа экспериментаторов предприняла попытку дать сугубо генетическое обоснование явлению несовместимости пыльцевых трубок и тканей пестика в скрещиваниях (Мейстер Г. К. и Н. Е. Мейстер, 1924; Buchholz a. Blakesly, 1928, 1929; Watkins, 1927, 1932; Thompson a. Cameron, 1928; Muntzing, 1930a, 1930b; Thompson, 1930a, 1930b; Wakakuwa, 1930; Kichara a. Nischiyama, 1932; Ochler, 1934; Stephens, 1942; Brink a. Cooper, 1947, и др.). Для рода *Triticum* было найдено, что пыльцевые трубки растут лучше, когда соотношение геномов пыльцевой трубки и тканей пестика более, чем 1 : 2 (Kihara a. Nischiyama, 1932).

Следует отметить, что вышеприведенные объяснения различий роста пыльцевых трубок в разных типах скрещиваний являются в некоторых случаях спекулятивными, так как они экстраполированы из области взаимоотношений зародыша и эндосперма. Вместе с тем наши данные, основанные на прямом наблюдении роста пыльцевых трубок в реципрокных скрещиваниях (*T. monosocum* × *T. aestivum*), подтверждают выводы Кихара и Нишьяма (1932) о том, что рост пыльцевых трубок происходит лучше при соотношении геномов большем, чем 1 : 2, например: пыльцевые трубки *T. aestivum* $n=21$, ткани пестика *T. monosocum* $2n=14$, т. е. соотношение 3—2. Напротив, в обратной комбинации *T. aestivum* × *T. monosocum* (соотношение геномов 1 : 6) рост пыльцевых трубок значительно худший. Исходя из сказанного, можно сделать вывод, что пыль-

цевые трубки растут лучше, если в качестве матери используется мало-хромосомное растение.

Однако в литературе существует и иная точка зрения в отношении успешности скрещиваний диплоидных и полиплоидных видов. Д. Костов и А. А. Прокофьева (1936) считают, что скрещивание полиплоидных видов с диплоидными удается лучше, если материнское растение полиплоидное. Они предполагают, что важную роль здесь играет ширина пыльцевых трубок, причем более узкие диплоидные пыльцевые трубки растут лучше и быстрее в тканях пестика полиплоидных видов, чем широкие.

Мы также не можем объяснить картины, наблюдаемые нами в тканях пестика, исходя только из генетических представлений, так как в обоих вариантах скрещиваний наблюдаются аномалии во взаимоотношениях мужского гаметофита и спорофита материнского растения (отмирание пыльцевых зерен, вздутия, изменение структуры спермиев и т. п.). Вместе с тем характер аномалий пыльцевых трубок, наблюдавшийся нами (наличие «бульб» на всем протяжении пестика и даже в тканях завязи), говорит также об отсутствии особого физиологического «барьера» в случае наших скрещиваний. Такой характер нарушений роста пыльцевых трубок показывает, что здесь мы имеем дело не с общей реакцией тканей пестика на рост чужеродных пыльцевых трубок (о чем можно говорить в случаях физиологического «барьера»), а с индивидуальным взаимоотношением каждой отдельной пыльцевой трубки с тканями пестика. Эти данные говорят о том, что характер взаимоотношения мужского гаметофита с тканями пестика связан, по-видимому, с явлениями, которые отдельные исследователи объясняют с позиции теории иммунитета. В каждом отдельном скрещивании, более далеком или более близком, в несовместимости пыльцевых трубок и тканей пестика могут играть доминирующую роль разные механизмы, препятствующие чужеродному скрещиванию. В одних случаях успех скрещивания может зависеть от морфологических особенностей растения (длина столбика и т. д.), в других случаях его можно объяснить с позиции иммунитета, иногда же доминирующей может быть общая реакция тканей пестика на внедрение чужеродной пыльцевой трубки («барьер»). В некоторых случаях играют большую роль генетические факторы, плоидность и т. п. Нормальное осуществление эмбриональных процессов зависит, как показали некоторые авторы (Карпеченко, 1935; Герасимова-Навашина, 1954; Поддубная-Арнольди, 1964, и др.), не только от биохимических и структурных особенностей растений, взятых в скрещивание, но и от внешних условий, в которых производят опыление.

Г. Д. Карпеченко (1935) в своей работе «Теория отдаленной гибридизации» писал: «Осуществление всякого признака зависит в той или иной степени от внешних условий, а действие генов, определяющих физиологические свойства растений, особенно подвержено влиянию окружающей среды». Н. И. Вавилов (1913) отметил в свое время, что удачный результат в скрещивании *T. monosocum* с *T. aestivum* был в значительной мере обязан благоприятным условиям опыления. Ясуда (Yasuda, 1932a, 1932b, 1932в) показал на самостерильных линиях петунии, что появление ингибиторов роста пыльцевых трубок в столбиках этих растений при самоопылении прямо связано с температурами, в которых происходило опыление.

Однако вышеприведенные работы свидетельствуют, что различные внешние факторы имеют значение не только в изменении темпов прохождения эмбриональных стадий, но сказываются и на самой возможности их осуществления. Нельзя не согласиться с мнением В. А. Поддубной-Арнольди и М. М. Лодкиной (1945, 1964), что нормальное прохождение эмбриональных процессов (в частности рост пыльцевых трубок) в сильной степени зависит от физиолого-биохимических («барьер», хемотропизм и т. д.) и морфологических факторов. Несомненно, однако, что заметное влияние оказывают на эти процессы при отдаленных скрещиваниях и генетические факторы, а также условия, в которых проходят скрещивания.

2. Процесс оплодотворения

При отдаленной гибридизации наряду с частыми нарушениями наблюдаются случаи и нормального осуществления процесса оплодотворения. При этом излившееся содержимое пыльцевой трубки вместе с обоими спермиями, как это установил еще С. Г. Навашин (1909), попадает в промежуток между яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка. Попадая в промежуток между апикальной частью яйцеклетки и центральной клеткой спермии расходятся к женским клеткам, оплодотворяя их (Герасимова-Навашина, 1947, 1951, 1952, 1957, 1958, 1959). Прежде чем окончательно слиться с женскими ядрами, спермии, как это показала Е. Н. Герасимова-Навашина у *Crepis* (1933), Батыгина у пшениц (1961), должны пройти еще ряд определенных превращений.

В норме (при внутрисортном опылении) различные фазы процесса оплодотворения у пшениц имеют определенную градацию во времени: например, слияние спермия с ядром яйцеклетки начинается через 1 час после опыления и продолжается около 4 часов (Батыгина, 1962).

В скрещиваниях *T. monosocum* с *T. aestivum* мы наблюдали 2 типа нарушений процесса оплодотворения: саморегулируемые и необратимые (табл. 1 и 2). К саморегулируемым нарушениям мы относим нарушения, связанные с замедлением темпов процесса оплодотворения, сингамии и тройного слияния. Так, например, через 90 мин. после опыления в скрещивании *T. monosocum* × *T. aestivum* можно наблюдать спермии в «щели» (рис. 3) между центральной клеткой и яйцевым аппаратом, тогда как в норме эта картина наблюдается уже через 30 мин. (табл. 1). При внутрисортном опылении растворение спермия наблюдается через 60—90 мин. после опыления, а в скрещивании *T. monosocum* × *T. aestivum* нами были отмечены случаи, когда слияние спермия с ядром яйцеклетки начиналось через 4—6 часов после опыления (табл. 1 и 2). Аналогичные факты были обнаружены также О. А. Долговой (1959) при изучении *Crepis*.

При нормальном опылении существует определенная корреляция между темпами слияния спермиев с ядром яйцеклетки и полярными ядрами, которая выражается, например, в том, что через 4—6 часов после опыления конечной стадии слияния спермия с ядром яйцеклетки соответствует 1-е деление ядра центральной клетки зародышевого мешка и т. д. (табл. 1 и 2). При гибридизации *T. monosocum* × *T. aestivum* возможны 2 типа саморегулируемых нарушений темпов сингамии и тройного слияния. В первом случае замедляется как процесс слияния спермия с ядром яйцеклетки, так и тройное слияние (Батыгина, 1959). При этом корреляция между темпами слияния обоих спермиев сохраняется. Во втором случае, вследствие значительных различий в темпах слияния спермиев с женскими ядрами снижается не только общий темп развития яйцеклетки и центральной клетки, но и установившаяся корреляция между ними (рис. 4, 6). Так, при межвидовой гибридизации через 3 и 7 часов после опыления как в яйцеклетке, так и в зачатке эндосперма уже имеются сходные стадии (рис. 4, 6), в то время как при внутривидовом скрещивании в это время наблюдается совершенно иная картина (рис. 5, 7).

При внутривидовом скрещивании через 14 часов видны несколько ядер эндосперма, а при межвидовом скрещивании встречаются случаи, когда через 14 часов полярные ядра слились, и слились даже ядрышки спермия полярных ядер, чего в норме никогда не наблюдается, но деление центральной клетки еще не наступило.

В дальнейшем развитии семени эти нарушения нивелируются, хотя общее отставание в развитии семени может сказываться еще довольно продолжительное время. Рис. 5 иллюстрирует вышесказанное.

Замедлением процесса объединения половых ядер можно объяснить и изменения в типе их слияния. Как было ранее установлено (Герасимова-Навашина и Батыгина, 1959), у пшеницы наблюдается премитотический тип слияния. Однако при отдаленных скрещиваниях можно видеть картины слияния, соответствующие переходной стадии от пре- и постмитотического

Время	15-20'	30'	60'	90'	2-3 h	4-6 h	20-24 h
Контроль							
<i>T. monosocum</i>							
<i>T. aestivum</i>							

1 — разрушенный эндосперм; 2 — спермий; 3 — дегенерирующий спермий; 4 — растворение спермиев; 5 — пыльцевые зерна и пыльцевые трубки; 6 — пыльцевые трубки.

Таблица 1.

Саморегулируемые нарушения процесса оплодотворения у *Triticum*.

1 — Разрушенный эндосперм; 2 — спермий; 3 — дегенерирующий спермий; 4 — растворение спермиев; 5 — пыльцевые зерна и пыльцевые трубки; 6 — пыльцевые трубки.

Время	15-20'	30'	60'	90'	2-3 h	4-6 h	20-24 h
Контроль							
<i>T. monospermum</i> × <i>T. aestivum</i>							
<i>T. aestivum</i> × <i>T. monospermum</i>							

Таблица 2.
Необратимые нарушения процесса оплодотворения у *Triticum*.
Обозначения те же, что и на табл. 1.

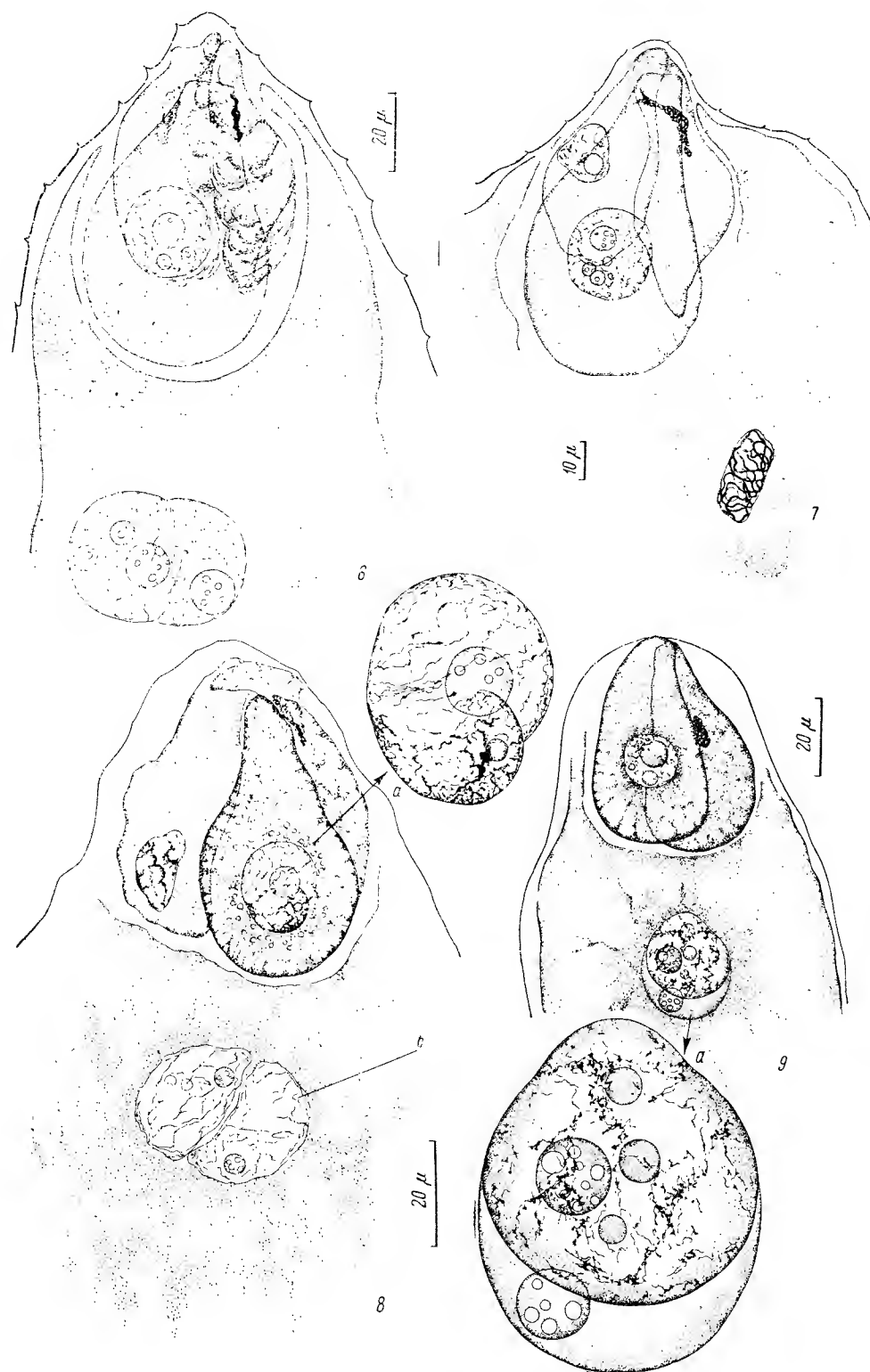


Рис. 6—9.
Подписи на обороте.

тическому типу оплодотворения (рис. 8, 9). В скрещивании *T. aestivum* × *T. monosocum* через 4 суток после опыления на ядре яйцеклетки был виден спермий, впавший в покой (рис. 8). Очертания спермия на женских ядрах иногда сохраняются и дольше, что наблюдал Ху-хань (1959) при скрещивании ржи и пшеницы. Подобную картину мы наблюдали и при обратном скрещивании через 6 часов после опыления на полярных ядрах (рис. 9). Сходные картины наблюдались при скрещивании диплоидных и тетраплоидных форм *Crepis tectorum* L. (Герасимова-Навашина и Батыгина, 1959) у *Impatiens glandulifera* (Steffen, 1951), у *Cymbalaria muralis* (Vasart, 1955) и Федоровой (1964) у амфидиплоидов *Triticale*.

К необратимым нарушениям процесса оплодотворения мы относим такие изменения, которые выходят за границы возможной саморегуляции.

Все необратимые нарушения можно в свою очередь разделить на 2 группы: 1) спермии остаются в синергидах — а) оба спермия остаются в синергиде, б) один спермий остается в синергиде, а другой объединяется либо с ядром яйцеклетки, либо с полярными ядрами; 2) спермии проникают в центральную клетку.

К первой группе необратимых нарушений мы относим случаи, когда пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок (о чем можно судить по излившемуся содержимому пыльцевой трубки, находящемуся в «щели»), а спермии остаются лежать в пыльцевой трубке у микропиле (рис. 10).

Сравнительно часто также наблюдается задержка обоих спермиев в синергиде, где спермии постепенно лизируют. Подобную картину описали Н. С. Беляева (1963) при скрещивании различных видов хлопчатника, Г. О. Рахметова (1964) при скрещивании мягкой и твердой пшеницы и др. Кроме того, мы неоднократно отмечали случаи, когда один спермий оплодотворяет яйцеклетку или центральную клетку, а другой спермий остается в синергиде, где постепенно дегенерирует (рис. 11, 12). Сходные случаи также были отмечены Поддубной-Арнольди (1939а) при скрещивании пшеницы с элимусом, О. А. Долговой (1959) при скрещивании различных видов *Crepis* и в межродовых скрещиваниях ржи и пшеницы (Ху-хань, 1959).

Второй тип необратимых нарушений проявляется в том, что оба спермия проникают в центральную клетку зародышевого мешка (рис. 13). Иногда в центральную клетку может проникать даже несколько пар спермиев (рис. 14), где они дегенерируют. Следует отметить, что сам процесс лизиса спермиев проявляется в различных формах (от сильного пикноза до распада на отдельные фрагменты). Кроме описанных случаев необратимых нарушений процесса оплодотворения, можно также отметить еще случаи помутнения синергид, пыльцевая трубка при этом в зародышевый мешок не входит. Это явление было отмечено Н. Т. Кахидзе (1954) при скрещивании томатов.

В нашем исследовании не встречалось ни одного случая попадания обоих спермиев в яйцеклетку, о чем пишет Ху-хань (1961).

Иногда в зародышевый мешок проникает более одной пыльцевой трубки (рис. 15), что характерно для многих представителей покрытосемянных растений (Герасимова-Навашина, 1933, 1951, 1952; Бенецкая, 1952, 1954; Герасимова-Навашина и Батыгина, 1959; Кострюкова, 1961; Беляева, 1963). Следует отметить, что вхождение дополнительных пыльцевых трубок

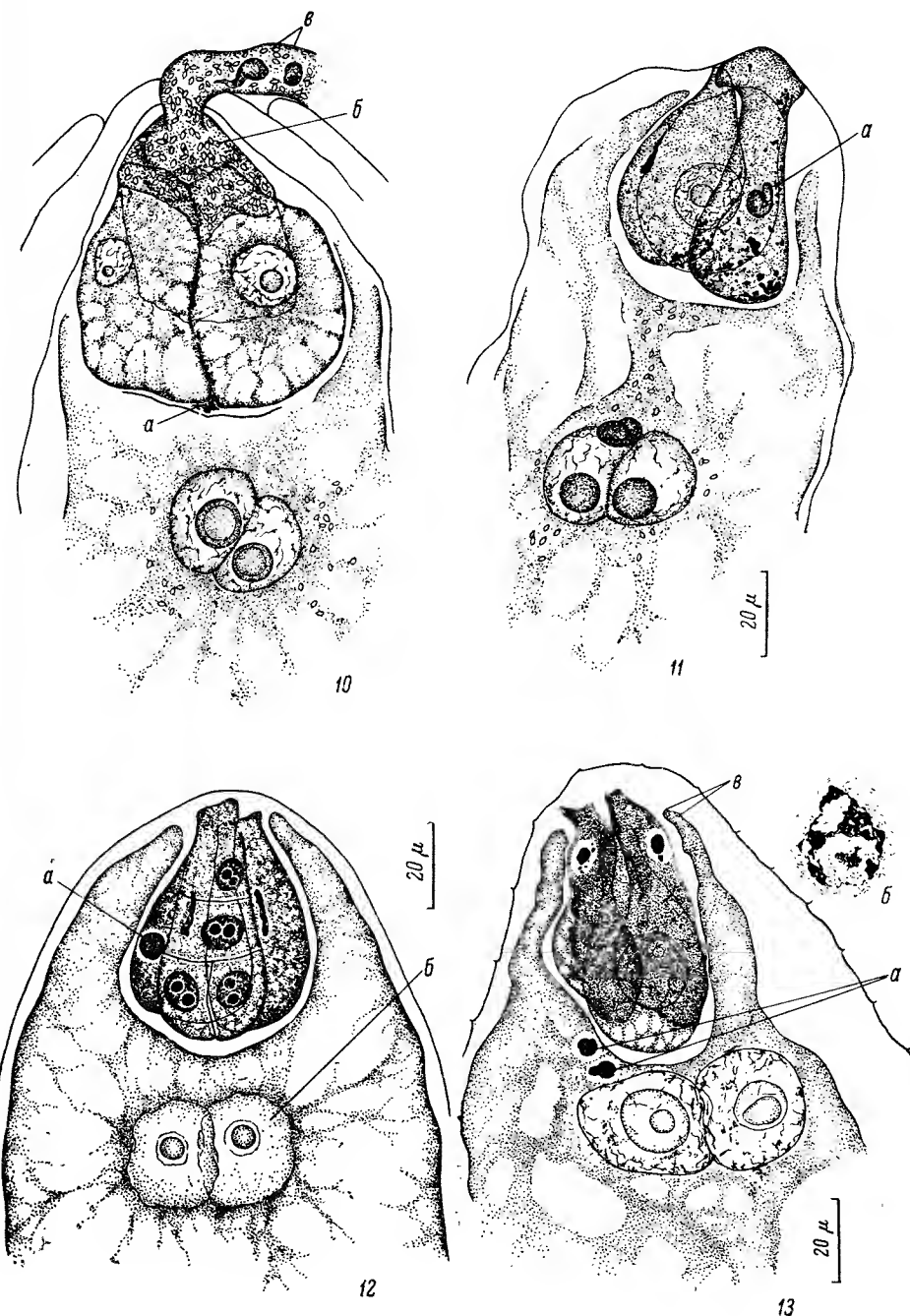


Рис. 10. Фрагмент зародышевого мешка пшеницы через 5 часов после опыления.

а — содержимое пыльцевой трубки; б — крахмальные зерна; в — спермии.

Рис. 11. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum monosocum* через 4 часа после опыления пылью *T. aestivum*.

а — спермии в синергиде. В правой синергиде видно содержимое пыльцевой трубки. Второй спермий — на полярных ядрах.

Рис. 12. Фрагмент зародышевого мешка *Triticum monosocum* L., опыленного пылью *T. aestivum*.

а — дегенерирующий спермий в синергиде, 4-клеточный зародыш; б — дегенерирующие полярные ядра.

Рис. 13. Часть зародышевого мешка *Triticum monosocum* через 2 часа после опыления пылью *T. aestivum*.

а — спермии в центральной клетке; б — дегенерирующий спермий; в — разрушенные ядра синергид. Обе синергиды разрушены, женские клетки остались неоплодотворенными.

Рис. 6. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum aestivum* через 7 часов после опыления пылью *T. monosocum*. Зигота и центральная клетка в покое.

Рис. 7. Часть зародышевого мешка *Triticum aestivum* опыленного через 7 часов после опыления пылью *T. aestivum*.

Рис. 8. Фрагмент зародышевого мешка *Triticum aestivum* через 4 суток после опыления пылью *T. monosocum*.

а — спермий на ядре яйцеклетки; б — дегенерирующие оплодотворенные полярные ядра.

Рис. 9. Часть зародышевого мешка *Triticum monosocum* через 6 часов после опыления пылью *T. aestivum*.

На ядре яйцеклетки видны остатки спермия; а — спермий на полярных ядрах.

в зародышевый мешок чаще происходит при отдаленной гибридизации, что отмечала также и Беляева (1963) при скрещиваниях различных видов хлопчатника.

Причинами отмеченных выше нарушений процесса оплодотворения (сингамии и тройного слияния) могут служить 2 фактора: позднее вхождение пыльцевой трубки в зародышевый мешок и несовместимость мужских и женских половых элементов. Кихара и Нишияма (1932) предположили, что успех слияния спермиев с женскими ядрами зародышевого мешка и дальнейшее развитие зародыша и эндосперма зависят от стимулирующей силы спермиев. Чем выше число хромосом в спермиях, тем больше их стимулирующая сила. Эти соображения находят некоторое подтверждение и в нашем материале. Так, например, в скрещиваниях *T. aestivum* ($n=21$) на *T. monosocum* ($n=7$) (рис. 16) мы не наблюдали ни одного случая попадания спермиев в центральную клетку зародышевого мешка, тогда как в реципрокном скрещивании такое проникновение встречалось неоднократно. Вместе с тем вряд ли можно объяснить эти результаты прямым влиянием числа хромосом на стимулирующую силу спермиев (косвенным отражением которой и служит это явление). По-видимому, в процессах вхождения спермиев в зародышевый мешок и их слияния с женскими ядрами определенную роль играют и такие факторы, как объем и масса пыльцевых зерен, пыльцевых трубок, синергид и других элементов зародышевого мешка, так как уже Мюнцингом (Muntzing, 1951), а также Шванитцом (Schwanitz, 1951), Вазаром (Vasart, 1958), Батыгиной (1959) и Петровской-Барановой (1962) было отмечено, что размеры генеративных органов и половых элементов коррелируют с плодностью тех растений, к которым они относятся.

Некоторые нарушения процессов оплодотворения могут быть, по-видимому, объяснены аномальным ростом пыльцевых трубок, из-за чего нарушается нормальное внесение спермиев в зародышевый мешок и механизм расхождения спермиев. Согласно гипотезе Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1954), спермии должны попасть в «щель» между яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка и в силу их взаимного отталкивания разойтись к женским ядрам, но ввиду аномальности роста пыльцевых трубок спермии не могут достигнуть женских клеток и остаются в синергидах. Кроме того, Е. Н. Герасимова-Навашина (1933) рассматривает процесс оплодотворения, как процесс взаимодействия гамет, где все элементы морфофизиологически разнокачественны. Исходя из этого следует признать, что существующая физиологическая несовместимость при межвидовом скрещивании не даст нормального взаимодействия гамет.

Изученные нами процессы роста пыльцевых трубок, сингамии и тройного слияния показывают вместе с тем, что успех сингамии и тройного слияния не зависит от характера роста пыльцевых трубок. Хороший рост пыльцевых трубок не всегда обеспечивает нормальное оплодотворение.

3. Развитие зародыша и эндосперма

Некоторые закономерности, обсужденные нами в отношении предыдущих стадий эмбриологических процессов, наблюдаются и на дальнейших этапах. При развитии зародыша и эндосперма также можно отметить 2 типа нарушений, которые по их характеру разделяются на саморегулируемые и необратимые.

К нарушениям первого типа также относятся такие изменения хода развития эндосперма и зародыша, которые связаны с изменением скорости их развития. Эти изменения проявляются в двух формах. В одном случае замедление темпов развития идет синхронно и у зародыша, и у эндосперма при сохранении обычного соотношения между ними (Батыгина, 1959). Например, при нормальном опылении, через 3—4 суток после опыления можно видеть многоклеточный зародыш и клеточный эндосперм (Яковлев, 1950), при скрещивании же *T. monosocum* с *T. aestivum* темп развития обоих заметно снижен (табл. 1; рис. 17). Сходные картины были описаны

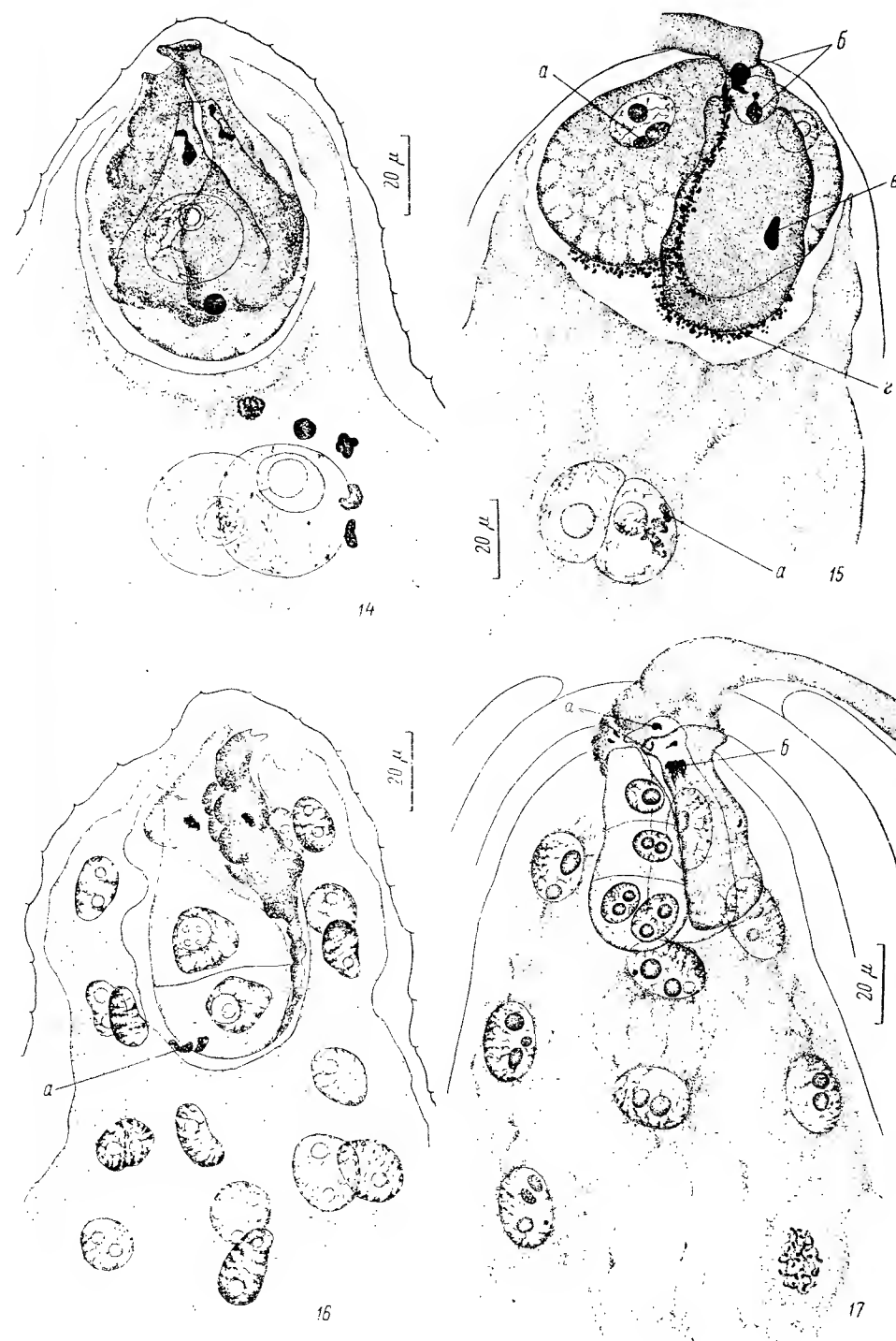


Рис. 14—17.
Подписи на обороте.

В. П. Банниковой (1963) при скрещивании твердой пшеницы и ржи. В. А. Поддубная-Арнольди (1939б), скрещивая различные виды *Taraxacum* между собой и пшеницу с элимусом, наблюдала аналогичные картины. То же отмечала и М. А. Сизова (1958) при скрещивании видов льна, а О. А. Долгова (1959) — при скрещивании видов *Crepis*. Однако несмотря на общее замедление темпов развития зародыша и эндосперма, исследователями были получены в этих скрещиваниях фертильные семена. Этот факт указывает на обратимость (саморегуляцию) этих процессов.

Второй тип саморегулируемых нарушений проявляется в том, что нарушается корреляция между развитием зародыша и эндосперма. Такие нарушения нам попадались довольно часто. Иногда можно видеть через 6 суток после опыления многоклеточный зародыш, а эндосперм при этом все еще остается ядерным (рис. 18). Этот тип нарушений, по-видимому, может перейти и в необратимый. Это может произойти тогда, когда корреляция нарушена в такой степени, что не может быть восстановлена. Примером перехода обратимых нарушений в необратимые могут служить описанные Купером и Бринком (Cooper a. Brink, 1940) факты соматоπλαстической стерильности.

Вместе с тем нами (Батыгина, 1959) были отмечены и случаи явно необратимых нарушений, проявляющиеся в том, что развивается либо только зародыш, либо только эндосперм (рис. 12, табл. 2). Подобные случаи неоднократно отмечались в литературе при скрещивании, например, пшеницы и элимуса (Поддубная-Арнольди, 1939а), при скрещивании различных видов *Crepis* (Долгова, 1959), при скрещивании ржи и пшеницы (Ху-хань, 1959).

В скрещиваниях *T. monosocum* с *T. aestivum* нами наблюдались нарушения в эндосперме, которые проявлялись в том, что в ткани эндосперма наряду с нормальными его ядрами появлялись также и гигантские ядра с большим количеством ядрышек. Кроме того, встречались случаи, когда хроматиновое вещество ядер эндосперма не имело определенных контуров. Иногда совсем не закладывались или же разрушались клеточные перегородки. Эти картины были отмечены также и Банниковой (1963) при скрещивании пшеницы и ржи, Кихарой и Нишиямой (1932) при скрещивании различных видов овса.

Согласно Банниковой (1963), в развитии зародыша и эндосперма в гибридных семенах можно выделить 2 критических фазы: переход эндосперма из ядерного к клеточному состоянию и переход зародыша к дифференциации. Вышеизложенные данные, полученные при изучении гибридного эндосперма пшениц, в известной мере подтверждают точку зрения этого автора.

В литературе имеются данные о том, что развитие зародыша и эндосперма при гибридизации, особенно на первых этапах развития, иногда значительно опережает таковое у родительских исходных форм на самых первых этапах (Kichara a. Nischiyama, 1932; Ху-хань, 1961; Банникова,

1963). Однако через некоторое время темпы развития зародыша и эндосперма заметно снижаются или же их развитие прекращается совсем. Нам тоже встретился случай, когда 4-клеточный зародыш образовывался через 30 часов после опыления, тогда как в норме он развивается значительно позже (рис. 17).

Гибель зародыша и эндосперма может происходить на разных этапах развития (Kostoff, 1930; Kichara a. Nischiyama, 1932; Поддубная-Арнольди, 1939а, 1939б; Brink a. Cooper, 1947; Ху-хань, 1959, и др.).

Существуют разные точки зрения на причины гибели зародышей во время развития гибридных семян. Как уже ранее отмечалось, Уоткинс (Watkins, 1927, 1932) выдвинул идею, согласно которой плохое развитие зародыша и эндосперма происходит вследствие нарушения нормального соотношения геномов. Он считает, что в норме соотношение геномов зародыша и эндосперма всегда должно соответствовать формуле 2:3. Томпсон и Камерон (Thompson u. Cameron, 1928), подтвердив положение Уоткинса о роли геномов в развитии семени, пришли в то же время к заключению, что особое значение имеет соотношение мужского и женского геномов в самом эндосперме. Кихара и Нишияма (1932) выдвинули, как известно, другую гипотезу. Они показали, что развитие и размеры гибридных семян зависят от количества хромосом в спермиях. Спермии с большей «стимулятивной» силой дают больший эффект в развитии зародыша и эндосперма.

Однако в случае скрещивания растений с одинаковым количеством хромосом на первый план выступает различие в плазме скрещиваемых компонентов. В этом случае скрещивание удается лишь в одном направлении. Это прекрасно было показано Г. Д. Карпеченко и С. А. Щавинской (1929) и Г. Д. Карпеченко (1934, 1935) на примере *Raphanus* и *Brassica*.

Д. Костов (Kostoff, 1930) выдвинул для объяснения нарушений в развитии гибридных семян иммунологическую теорию. По мнению Костова, зародыш и эндосперм являются чуждыми телами для материнского растения. При скрещивании отдаленных форм противодействие со стороны материнского растения возрастает и может привести к гибели зародыша и эндосперма.

Существуют и другие гипотезы для объяснения нарушений нормального развития гибридных семян (Wangenheim, 1957, и др.). Многие исследователи склонны считать, что нормальное развитие гибридных семян зависит главным образом от процессов, происходящих в эндосперме (Boyes a. Thompson, 1937; Cooper a. Brink, 1942, 1947; Thompson a. Johnston, 1945 и др.). Скрещивая разные виды пшениц ($n=7$, $n=14$, $n=21$) Вакакува (Wakakuwa, 1930) пришел к заключению, что жизнеспособность гибридных семян находится в обратной зависимости от легкости их завязывания. Он показал, что при скрещивании низкохромосомных видов

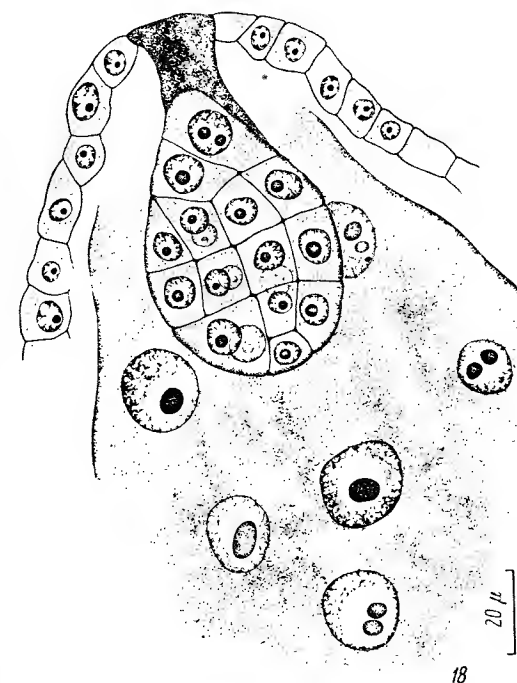


Рис. 18. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum monosocum* через 6 суток после опыления пыльцой *T. aestivum*.

Рис. 14. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum monosocum* через 30 мин. после опыления пыльцой *T. aestivum*.

5 спермиев расположено в центральной клетке, 1 спермий — в синергиде.

Рис. 15. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum monosocum* через 60 мин. после опыления пыльцой *T. aestivum*.

В зародышевый мешок вошли 2 пыльцевые трубки: а — спермии первой пыльцевой трубки; б — спермии второй пыльцевой трубки; в — разрушенное ядро синергиды; г — содержимое пыльцевой трубки.

Рис. 16. Верхняя часть зародышевого мешка пшеницы *Triticum monosocum*.

Виден 2-клеточный зародыш; а — дополнительные спермии, в правой синергиде видно излившееся содержимое пыльцевой трубки *T. aestivum*.

Рис. 17. Верхняя часть зародышевого мешка *Triticum monosocum* через 30 часов после опыления пыльцой *T. aestivum*.

Виден 4-клеточный зародыш с эндоспермом; а — дополнительные спермии; б — разрушенное ядро синергид.

с высокохромосомными получается много морщинистых нежизнеспособных семян, тогда как в реципрокном скрещивании развиваются лишь единичные семена, но выполненные и с хорошей всхожестью. Эти данные были неоднократно подтверждены и другими исследователями (Sax, 1921; Шульдин и Наумов, 1922 г., 1923 г., 1960; Muntzing, 1930a; Ochler, 1934; Скурыгина, 1958, и др.). Как отметил Н. И. Вавилов (1935), для практических целей селекции наиболее важен именно этот второй способ гибридизации, при котором получается малый процент завязывания, но высокая жизнеспособность гибридных семян.

Выводы

1. Как свидетельствуют наши данные, можно, по-видимому, разделить все эмбриологические процессы, происходящие при скрещиваниях, на 3 этапа: 1) взаимоотношения мужского гаметофита с тканями пестика; 2) процесс оплодотворения; 3) развитие зародыша и эндосперма.

Несовместимость в отдаленных скрещиваниях может проявиться на любом из вышеперечисленных этапов.

2. Проявление несовместимости на последующем этапе не коррелировано с характером протекания процессов на предыдущем, т. е., например, хороший рост пыльцевых трубок не всегда обеспечивает успех сингамии и тройного слияния; нормальный процесс оплодотворения еще не всегда обеспечивает гармоничное развитие зародыша и эндосперма и т. п.

3. Нарушения процесса оплодотворения и развития зародыша и эндосперма можно разделить на 2 типа: саморегулируемые и необратимые.

4. Характерной особенностью эмбриональных процессов, происходящих при отдаленных скрещиваниях, является их общий замедленный темп.

5. Нормальный рост пыльцевых трубок при отдаленных скрещиваниях зависит от комплекса причин: от генетических, физиологических и морфологических особенностей организма, а также от условий, в которых происходило скрещивание. В реципрокном скрещивании *T. monococcum* × *T. aestivum* пыльцевые трубки растут лучше, если в качестве материнского растения используется малохромосомный вид.

6. При скрещивании *T. monococcum* с *T. aestivum* наряду с премитотическим типом слияния спермиев с женскими клетками наблюдаются картины перехода процесса слияния к постмитотическому типу.

Работа была выполнена в Лаборатории эмбриологии БИН АН СССР. За внимание и интерес к работе приношу искреннюю благодарность Э. Терехину, а также Г. Алимовой и Б. Шепилову, способствовавшим ее выполнению.

ЛИТЕРАТУРА

- Банникова В. П. (1963). Цитоэмбриология отдаленных гибридов. I. Эмбриогенез при скрещивании твердой пшеницы и ржи. Укр. бот. журн., 20, 1. — Батыгина Т. Б. (1954). Методы преодоления нескрещиваемости культурного вида томата *L. esculentum* Mill. с дикими видами *L. peruvianum* Mill. и *L. hirsutum* H. B. et K. и поведение гибридов первого и второго поколений. Автореф. канд. диссерт. ВИР, Л. — Батыгина Т. Б. (1959). Цитология процесса оплодотворения при отдаленной гибридизации у пшеницы. Тез. координац. совещ. по пробл. «Узловые процессы цитологии», Л. — Батыгина Т. Б. (1961). Изменение мужских гамет в ходе оплодотворения. ДАН СССР, 137, 1. — Батыгина Т. Б. (1962). Процесс оплодотворения у пшеницы. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, 5. — Батыгина Т. Б., О. А. Долгова, С. Н. Коробова. (1960). Процесс оплодотворения при внутри- и межвидовой гибридизации. Тез. докл. III Всесоюз. совещ. эмбриологов. М. — Батыгина Т. Б., О. А. Долгова, С. Н. Коробова. (1961). Поведение пыльцевых трубок при внутри- и межвидовой гибридизации. ДАН СССР, 136, 6. — Беляева Н. С. (1963). Процесс оплодотворения у хлопчатника. Канд. диссерт. Ашхабад. — Бенедкая Г. К. (1952). Оплодотворение и эмбриогенез у подсолнечника при различных способах опыления. Изв. АН АрмССР, 5, 7. — Бенедкая Г. К. (1954). Оплодотворение и первые фазы эмбриогенеза у подсолнечника. Изв. АН АрмССР, 7, 12. — Бритиков Е. А. (1952). О некоторых особенностях прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Бритиков Е. А. (1954). К физиолого-биохимическому анализу прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Тр. Инст. физиол.

- раст. им. Тимирязева, 8, 2. — Букасов С. М. и А. Я. Камераз. (1948). Селекция картофеля. — Вавилов Н. И. (1913). Гибрид обыкновенной пшеницы *Triticum vulgare* Vill. с *T. monococcum* L. Тр. Бюро по прикл. бот., 6. — Вавилов Н. И. (1935). Научные основы селекции. (Скрещивание видов с различными числами хромосом). Теоретические основы селекции, II. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1933). Fertilization in *Crepis capillaris* (L.) Wall. La Cellule, 43. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1947). Митотическая гипотеза двойного оплодотворения. ДАН СССР, 57, 4. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1951). Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. Тр. БИН АН СССР, 7, 2. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1952). К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса опыления. Тр. БИН АН СССР, 7, 3. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение у покрытосеменных, его природа и происхождение. Автореф. докт. диссерт. БИН АН СССР, Л. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. журн., 11. — Герасимова-Навашина Е. Н. и Т. Б. Батыгина. (1958). Процесс оплодотворения у *Scilla sibirica* Andr. Бот. журн., 7. — Герасимова-Навашина Е. Н., Т. Б. Батыгина. (1959). О ходе слияния половых ядер при оплодотворении у злаков. ДАН СССР, 124, 1. — Гулкаян В. О. и С. Г. Оганесян. (1952). Избирательность оплодотворения у пшеницы при зрелости и незрелости пестика. Изв. АН АрмССР, биол. и с.-х. науки, 9. — Долгова О. А. (1959). Цитология процесса оплодотворения при межвидовой гибридизации в роде *Crepis*. Коорд. совещ. по пробл. «Узловые вопросы цитологии». — Долгушин Д. А. (1946). О некоторых особенностях процесса оплодотворения у растений. Агробиология. — Жегалов С. И. (1927). Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. — Зайцев Г. С. (1924). К вопросу о плодотворении при межвидовых скрещиваниях хлопчатника. Тр. Туркм. сел. ст., 2. — Зосимович В. П. (1934). Дикую свеклу на службу селекции и генетике сахарной свеклы. Семеноводство, 1. — Карпеченко Г. Д. (1934). Изучение отдаленной гибридизации растений в СССР. — Карпеченко Г. Д. (1935). Теория отдаленной гибридизации. — Карпеченко Г. Д., С. А. Щавинская. (1929). О половом обособлении тетраплоидных гибридов *Raphanus* × *Brassica*. Тр. Всесоюз. съезда по генет. селекц., сем. и пл. животных, 2. — Кахидзе Н. Т. (1954). Изменение элементов зародышевого мешка при оплодотворении у томатов. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Кахидзе Н. Т. (1960). Опыты по выяснению влияния завязи на рост пыльцевых трубок. Тез. докл. III Всесоюз. совещ. эмбриол., М. — Костов Д., А. А. Прокофьева. (1936). Прорастание пыльцевых трубок у *Nicotiana* в зависимости от длины столбика и некоторых других факторов. Тр. Инст. генет. АН СССР, 10, 11. — Кострюкова К. Ю. (1961). К эмбриологии *Lilium martagon* L. Изв. АН АрмССР, XIV, 1. — Кузьмин А. Я. (1940). Роль «посредника» при гибридизации в сем. крыжовниковых. Вестн. с.-х. науки плодояг. культур в СССР. — Львова И. Н. (1950). Некоторые вопросы цитофизиологии оплодотворения у злаков. Селекция и семеноводство, 9. — Львова И. Н. (1960a). Изменение физико-химических свойств клеток рыльца во время роста пыльцевых трубок. Сообщ. Моск. отд. Всесоюз. бот. общ., 1. — Львова И. Н. (1960b). Влияние возраста опыленных цветков пшеницы на гибридное потомство. Научн. докл. высш. шк., биол. науки, 2. — Литвинов Н. И. (1912). О различной устойчивости яровых форм хлебов в отношении к поражению их ржавчиной. Тр. Бюро по приклад. бот., V. — Мейстер Г. К. и Н. Е. Мейстер. (1924). Ржано-пшеничные гибриды. — Мичурин И. В. (1948). Сочинения в 4 томах. — Навашина С. Г. (1909). О самостоятельной подвижности мужских половых элементов у некоторых покрытосеменных растений. Зап. Киевск. общ. естествоисп., 20. — Петровская-Баранова Т. П. (1962). Полиплоидия у растений. Тр. Совещ. по полиплоидии у раст., 1958 г. — Поддубная-Арнольд В. А. (1939a). О скрещивании между видами *Triticum* и *Elymus*. ДАН СССР, 24, 4. — Поддубная-Арнольд В. А. (1939b). Эмбриогенез при отдаленной гибридизации в роде *Taraxacum*. ДАН СССР, 24, 4. — Поддубная-Арнольд В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Поддубная-Арнольд В. А., М. М. Лодкина. (1945). Эмбриогенез при отдаленной гибридизации и полиплоидии в роде *Nicotiana*. Бот. журн., 5. — Поляков И. М. и Н. В. Михайлова. (1950). Влияние возраста пыльцы и пестика на избирательность оплодотворения у томатов и махорки. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Рахметова Г. О. (1964). Процесс оплодотворения при скрещивании твердой и мягкой пшеницы. Вестн. АН КазССР, 222, 11. — Сизова М. А. (1958). Изучение процесса оплодотворения при межвидовых скрещиваниях льна. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 33, 1. — Скурыгина Н. А. (1958). К гибридизации мягких пшениц с *T. timopheevii* Zhuk. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 33, 1. — Скурыгина Н. А. (1963). Сравнительное изучение различных способов преодоления трудной скрещиваемости отдаленных видов пшеницы. Автореф. канд. диссерт. ВИР, Л. — Татарицев А. С. (1948). Рост пыльцевых трубок в столбике при некоторых межвидовых скрещиваниях. Тр. Плодоовощ. инст. им. Мичурина, 5. — Федорова Т. Н. (1964). Об оплодотворении у пшенично-ржаных амфилоидов. Бот. журн., 12. — Хухань. (1959). Цитоэмбриологическое и цитохимическое исследование процесса оплодотворения у пшеницы *Triticum vulgare*, ржи *Secale cereale* и гибридов между ними. Автореф. канд. диссерт., ЛГУ. — Хухань. (1961). Цитоэмбриологическое и цитохимическое исследование процесса оплодотворения у пшеницы и ржи. Цито-

логия. 3. — Цицин Н. В. (1954). Отдаленная гибридизация растений. — Цицин Н. В. (1960). Значение отдаленной гибридизации в эволюции и создании новых видов и форм растений и животных. В сб.: Отдаленная гибридизация растений, I. — Шульдин А. Ф., Л. Н. Наумова (1960). О скрещиваемости твердой пшеницы с рожью. ДАН СССР, 135, 5. — Яковлев М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. БИНа, сер. VII, 1. — Beijerinck M. W. (1884). Über den Weizenbastard *T. monococcum* × *T. dicoccum*. Nederl. Kruid kund Archief, II. — Biffen R. H. (1907). Studies in the inheritance of disease resistance. Journ. Agric. Sci. II. — Biffen R. H. (1912). Studies in the inheritance of disease-resistance, II. J. Agric. Sci., 4, 4. — Bhattacharya S. S. a. H. F. Linskens. (1955). Recent advances in physiology of self-sterility in plants. Sci. and Cult., 20. — Blaringham L., K. Chun-chin. (1938). Nouveaux cas de xenie chez des hybrides de blas (*T. monococcum*, *T. aegiloides*, *T. vulgare*). Comptes rendus heldom. des seances de l'Acad. de Sci., 207, 24. — Bond C. J. (1927). The influence of pollen maturity and restricted pollination on a simple Mendelian ratio in the pea. Journ. Genet., XVII, 3. — Boyes I. W. a. W. P. Thompson. (1937). The development of the endosperm and embryo in reciprocal interspecific crosses in cereals. Journ. Genet., 34. — Brewbaker I. L. a. S. K. Majubder. (1961). Cultural studies of the pollen population effect and the self-incompatibility inhibition. Amer. Journ. Bot., 48, 6. — Brink R. a. D. Cooper. (1947). The endosperm in seed development. Bot. Rev., 13, 8—9. — Buchholz F., A. F. Blakesly. (1929). Pollen tube growth in crosses between balanced chromosomal types of *Datura stramonium*. Genetics, 14. — Carleton M. A. (1899). Cereal rusts of the United States. A physiological investigation. — Cooper D. S. a. R. A. Brink. (1940). Somatoplastic sterility as a cause of seed failure after interspecific hybridization. Genetics, 25, 6. — Cooper D. S. a. R. A. Brink. (1942). The endosperm as a barrier to interspecific hybridization in flowering plants. Science, 95, 2455. — East E. M. (1929). Self-sterility. Genetics, 5. — Eriksson I. u. E. Henning. (1896). Die getreideroste, ihre geschichte und natur. Massregeln gegen dieselben. Stockholm. — Kichara H. a. I. Nichiyama. (1932). Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena*, with special reference to tetraploid hybrids between hexaploid and diploid species. Japan. Journ. of Bot., 6, 2. — Kostoff D. (1930). Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids. Genetica, XII. — Lewis D. (1949). Incompatibility in flowering plants. Biol. Rew., 24. — Linder R. (1952). L'incompatibilite dans *Eurothera missouriensis* Sims. Ann. Inst. Nat. Rech. Agr., ser. B, 2. — Linskens H. F. (1959). Zur Frage der Entstehung der Abwehrkörper bei der Inkompatibilitätsreaktion von *Petunia* Mitteilung: versuche mit radioaktiv markiertem Pollen. Ber. deutsch. Bot. Ges., 72, 2. — Muntzing A. (1930a). Über Chromosomen-vermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. Hereditas, 14. — Muntzing A. (1930b). Outlines to a genetic monograph of the Genus *Galeopsis*, with special reference to the nature and inheritance of partial sterility. Hereditas, 13. — Muntzing A. (1951). Cyto-genetic properties and practical value of tetraploid rye. Hereditas, 37. — Ochler E. (1934). Die Ausnutzung von Art und Gattungsbastarden in der weizenzüchtung. Luchter Jg., 6. — Raikine C. E. (1961). A bihe kulonbozo fejlodesi allapotaban torteno megtermekenyules vizsgalata a Bankuti 1201-es buran. Novenytermeles, 10, 4. — Sax K. (1921). Sterility in wheat hybrids. I. Sterility relationship and endosperm development. Genetics, 6. — Sax K. (1922). Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. Genetics, 7. — Sax K. (1923). The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids. Genetics, 8. — Schneider G. (1956). Wachstum und Chemotropismus von Pollenschlauchen. Zeitschrift für Botanik, 44, 2/3. — Schwannitz. (1951). Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. Züchter, 21, 3. — Schwemmler J. (1951). Gibt es eine selektiv Befruchtung, II. Biol. Zblt., 70. — Schwemmler J. (1953). Selektiv Befruchtung bei der *Oenothera berteriana*. Biol. Zblt., 72, 3/4. — Schwemmler J. u. R. Simon. (1956). Der Samenansatz bei Oenotheren-kreuzungen. Planta, 46. — Sirks M. J. (1928). Zerationen-ersuche mit Erbsen. Rec. Trav. Bot. Neerl., 25 (A). — Steffen K. (1951). Zur kenntnis des Befruchtungsvorganges bei *Impatiens glandulifera*. Cytologische studien am Embryosack der Balsaminee. Planta, 39 (3). — Stephens S. G. (1942). Colchicine-produced polyploids in *Gossypium*. I. An autotetraploid Asiatic cotton and certain of its hybrids-with wild diploid species. Journ. Genet., 44. — Straub J. (1947). Zur Entwicklungsphysiologie der selbststerilität von *Petunia*. Das prinzip des Hemmungsmechanismus. Zeitschr. Naturf., 26. — Straub J. (1954). Die physiologie der Selbststerilität Rapports et Comm. 8th Internat. Bot. Congr. (Paris), Sect. 10. — Subramanyam K. N. (1953). Inter-generic hybridization between *Brassica* and *Raphanus*. Current. Sci., 23, 60. — Thompson W. P. (1930a). Causes of difference in success of reciprocal interspecific crosses. Amer. Nat., 64. — Thompson W. P. (1930b). Shrivelled endosperm in species crosses in wheat, its cytological causes and genetical effects. Genetics, 15. — Thompson W. P., D. R. Cameron. (1928). Chromosome numbers in functioning germ cells of species hybrids in wheat. Genetics, 13. — Thompson W. P., D. Johnston. (1945). The cause of incompatibility between barley and rye. Canad. Journ. Research., 23. — Tomkova I. (1959). Problems of autosterility in *Nicotiana glauca* Link et Otto. (Formation of the inhibitory factor in pistil). Biol. Plant., 1. — Varsart B. (1955). Contribution a l'etude caryologique des elements reproducteurs et de la fecondation chez les végétaux angiospermes. Rev. de Cytol. et de Biol. Végét.,

XVI. — Varsart B. (1958). Differentiation des cellules sexuelles et fecondation chez les phanerogames. Protoplasmatologia, 7, 3a. — Wakakura Sh. (1930). Bestäubungs- und Keimungsversuche in reziproken *Triticum*-kreuzungen. Japan. Journ. Gen., 6. — Wangerheim K. H. (1957). Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen chromosomenzahl und Kreuzbarkeit bei *Solanum*-Arten. Zeitschrift für induct Abstammungs- und Vererbungslehre, 88, 1. — Watkins A. E. (1927). Genetic and cytological studies in wheat. III. Journ. Genetics, 18. — Watkins A. E. (1932). Hybrid sterility and incompatibility. Journ. Genetics, 25. — Wilmoren H. (1880). Not sur un croisement entre deux especes de blu Butten. De la Societe Bot. de France, XXVII. — Yasuda S. (1932a). Physiological researches on the fertility in *Petunia violacea*. On the relation between the self-incompatibility and tissue juice of the ovary. Bot. Mag. Tokyo. — Yasuda S. (1932b). Physiological researches on the fertility in *Petunia violacea*. On the effect of temperature upon self fertilization. Bot. Mag. Tokyo. — Yasuda S. (1932c). On the special substances that inhibits self fertilization. Bot. Mag. Tokyo. — Zederbauer E. (1917). Alter und Vererbung.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE PROCESS OF FERTILIZATION IN CASES OF REMOTE HYBRIDIZATION IN THE GENUS *TRITICUM* L.

By T. B. Batygina

SUMMARY

The problem of obtaining hybrids with the participation of *Triticum monococcum* L. for a long time is an object of keen interest of plant breeders because this species is remarkable for its very high resistance to many diseases, particularly to various rusts. However the attempts to cross *T. monococcum* to other wheat species are very rarely successful.

This article comprises the cyto-embryological analysis of the process of fertilization and of the first stages of embryogenesis in the crosses *T. monococcum* (n=7) × *T. aestivum* (n=21), variety «Diamant». Apparently the following three phases can be distinguished in the embryological processes taking place in these crosses:

1. The interaction between the male gametophyte and the tissues of the pistil.
2. The process of fertilization.
3. The development of the embryo and endosperm.

The incompatibility in remote crosses can be manifested at any of these phases, there being no correlation between the incompatibility at a certain phase and the incompatibility at the preceding phase. For example, a good growth of pollen tubes does not always provide the success of syngamy and ternary fusion; likewise, the normal course of fertilization by no means always provides the harmonic development of the embryo and the endosperm etc.

The disturbances of the processes of fertilization and of the development of the embryo and endosperm can be classified into two types — self-regulated and irreversible. The characteristic feature of the embryological processes, taking place in remote crosses is their general slow rate.

The normal growth of pollen tubes in remote crosses depends on a complex of factors, such as the specific genetical, physiological, morphological characteristics of the organism, as well as the conditions under which the cross took place. In the reciprocal crosses between *T. monococcum* and *T. aestivum* pollen tubes grow better when the oligochromosomal species is used as the maternal plant.

In the reciprocal crosses between these two species, alongside of the premitotic type of fusion of the male and female gametophytes, cases of transition to postmitotic fusion are observed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561(118.21) (282.251.12)

П. И. Дорофеев

О МИОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ
С. ЮРОВСКОГО НА ИРТЫШЕ

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

P. I. DOROFEEV. THE MIOCENE FLORA FROM THE ENVIRONS OF THE
VILLAGE YUROVSKOYE ON IRTYSH.

Описываемая ниже флора была собрана М. Г. Кипиани. По ее сообщению, обнажение правого берега р. Иртыша в 1 км выше с. Юровского Тюменской обл. (село находится посередине между устьями правых притоков Иртыша — р. Туртаса и р. Демьянки) представляет собою обрыв 2-й надпойменной террасы, доколь которой сложен третичными отложениями, в основном песками с прослоями серых слюистых супесей с растительными остатками. В сентябре 1957 г., в довольно низкую воду, Кипиани промыла на месте 3 больших образца породы. Образец № 165 был взят с высоты 1 м, а образец № 164 — с высоты 4.5 м над урезом воды. Почти полностью подготовленная коллекция семян, плодов, мегаспор и др. остатков была любезно передана Кипиани автору настоящей статьи для окончательной обработки. Результаты определений сведены в таблице. Коллекция хранится в Лаборатории палеоботаники Ботанического института АН СССР под № 522.

Большая часть видов, приведенных в таблице, уже описана в моей монографии «Третичные флоры Западной Сибири», находящейся в печати, но западносибирская третичная флора настолько богата и разнообразна и еще настолько слабо изучена, что каждый новый, иногда даже небольшой образец породы с растительными остатками дополняет эту флору новыми видами. В настоящей работе описано несколько новых видов. Кроме того, описываются остатки, которые еще не позволяют установить по ним вид или даже род растения. Все это или очень редко встречаемые (*Fagus* sp., *Melastomites tertiaria*), или вообще впервые обнаруженные формы (*Urticaceae* gen.), которые и в дальнейшем, очевидно, будут также редко встречаться и изучать их придется по совокупности разрозненных находок.

Оба образца содержат почти одни и те же остатки растений и, очевидно, воспроизводят одну флору. Это еще довольно богатая, лесная флора, сохранившая *Taxodium*, *Pterocarya*, *Fagus*, *Liriodendron*, *Styrax*, очень архаичные виды *Alnus*, *Padus* cf. *virginiana*, *Weigela*, *Vitis* и много травянистых растений, также чуждых современной западносибирской флоре даже в родовом отношении (*Azolla*, *Caldesia*, *Dulichium*, *Cladium*, *Epipremnum*, *Boehmeria*, *Euryale*, *Cleome*, *Decodon*). Однако в сравнении с олигоценовыми флорами Западной Сибири — тавдинскими (Дорофеев, 1958б, 1961), реженской (Дорофеев, 1958а), козылинскими (Дорофеев, 1959б), тымской (Дорофеев, 1960а), абросимовской (Дорофеев, 1957) — рассматриваемая флора представляется намного обедненной. Виды, существующие в Западной Сибири от олигоцена, в рассматриваемой флоре представлены немногими остатками, что свидетельствует о их деградации. Очень характерно участие в этой флоре видов, появляющихся в Западной Сибири только в миоцене: *Azolla aspera*, *Typha sibirica*, *Dulichium vespiforme*, *Carex flagellata*, *Euryale tenuicostata*, *Potentilla pliocenica*, *Melastomites tertiaria*, *Naumburgia subthyrsiflora*, *Sambucus pulchella*. Некоторые из них достигают наибольшего развития к концу миоцена и лишь немногие сохраняются в Европе до плиоцена. Следует отметить, что в рассматриваемой флоре не представлены современные виды. Даже *Ceratophyllum submersum*, практически по плодам не отличимый от современного вида (современные плоды несколько крупнее ископаемых, которые при фоссилизации усыхают), по-видимому, также является вымершей формой. В верхнемиоценовых флорах Западной Сибири, по крайней мере в подробно изученных флорах бещеульской свиты, современные виды всегда обнаруживаются, хотя бы в небольшом

Состав флоры с. Юровского и геологическое распространение ее видов

	Горизонт 4.5 м над урезом воды, обр. 164	Горизонт 1.0 м над урезом воды, обр. 165	Свиты							
			олигоцен				миоцен			
			тавдинская	атлымская	реженская	абросимовская	плектиресская	верхнеиресская	козениковская	бещеульская
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Salvinia</i> cf. <i>intermedia</i> Nikit.	+	+								
<i>S. cerebrata</i> Nikit.	+	+								
<i>Azolla aspera</i> Dorof.	+	+								
<i>A. tomentosa</i> Nikit. var. <i>monilifera</i> Nikit.	+	+								
<i>Taxodium dubium</i> (Sternb.) Heer	+	+								
<i>Taxodiaceae</i> gen.	+	+								
<i>Typha sibirica</i> Dorof. sp. n.	+	+								
<i>Sparganium</i> sp. 1	+	+								
<i>Sparganium</i> sp. 2	+	+								
<i>Potamogeton kipianiae</i> sp. n.	+	+								
<i>P. erosus</i> Nikit.	+	+								
<i>Potamogeton</i> sp.	+	+								
<i>Caldesia</i> sp.	+	+								
<i>Alismataceae</i> gen.	+	+								
<i>Stratiotes</i> sp.	+	+								
<i>Dulichium vespiforme</i> C. et E. M. Reid	+	+								
<i>D. marginatum</i> (C. et E. M. Reid) Dorof.	+	+								
<i>Cladium reidiorum</i> Nikit.	+	+								
<i>Scirpus palibinii</i> Nikit.	+	+								
<i>Scirpus nikolaevii</i> Dorf. sp. n.	+	+								
<i>Scirpus</i> sp.	+	+								
<i>Carex flagellata</i> C. et E. M. Reid	+	+								
<i>Carex</i> sp.	+	+								
<i>Epipremnum ornatum</i> Reid et Chandl.	+	+								
<i>E. crassum</i> C. et E. M. Reid	+	+								
<i>E. cristatum</i> Nikit.	+	+								
<i>Aracispermum canaliculatum</i> Nikit.	+	+								
<i>Spirematospermum wetzleri</i> (Heer) Chandl.	+	+								
<i>Pterocarya</i> cf. <i>kireevskiana</i> Dorof.	+	+								
<i>Pterocarya</i> sp. ¹	+	+								
<i>Pterocarya</i> sp. ²	+	+								
<i>Alnus</i> cf. <i>kireevskiana</i> Dorof.	+	+								
<i>A. decipiens</i> (Nikit.) Dorof.	+	+								
<i>Fagus</i> sp.	+	+								
<i>Boehmeria nikitinii</i> Dorof.	+	+								
<i>Urticaceae</i> gen.	+	+								
<i>Liriodendron geminata</i> Kirchh.	+	+								
<i>Euryale tenuicostata</i> Dorof.	+	+								
<i>Nymphaea ovalisperma</i> Dorof. sp. n.	+	+								
<i>Nuphar</i> sp.	+	+								
<i>Ceratophyllum submersum</i> L. fossilis	+	+								
<i>Ranunculus sceleratoides</i> Nikit.	+	+								
<i>Cleome rugosa</i> (E. M. Reid) Dorof.	+	+								
<i>Aldrovanda</i> cf. <i>intermedia</i> Reid et Chandl.	+	+								
<i>Padus</i> cf. <i>virginiana</i> (L.) Mill.	+	+								
<i>Rubus</i> sp.	+	+								
<i>Potentilla</i> cf. <i>pliocenica</i> E. M. Reid	+	+								
<i>Vitis</i> sp.	+	+								
<i>Viola</i> sp.	+	+								
<i>Hypericum</i> e gr. <i>coriaceum</i> Nikit.	+	+								
<i>Hypericum</i> sp.	+	+								
<i>Melastomites tertiaria</i> Dorof.	+	+								
<i>Decodon gibbosus</i> E. M. Reid	+	+								
<i>D. globosus</i> (E. M. Reid) Nikit.	+	+								
<i>Diclidocarya sibirica</i> Nikit.	+	+								
<i>Araliaceae</i> gen.	+	+								
<i>Cornus gorbunovii</i> Dorof.	+	+								
<i>Styrax</i> sp.	+	+								
<i>Andromeda brunnea</i> Dorof.	+	+								
<i>Menyanthes parvula</i> Nikit.	+	+								

1	Горизонт 4.5 м над урезом воды, обр. 164	Горизонт 1.0 м над урезом воды, обр. 165	Свиты							
			олигоцен				миоцен			
			тавдинская	атлымская	реженская	абросимов-ская	нижнекиреев-ская	верхнекиреев-ская	кожевников-ская	бещеульская
2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Naumburgia subthysiflora</i> Nikit.		+								
<i>Lycopus</i> sp.		+								
<i>Teucrium sibiricum</i> Dorof.	++									
<i>Labiatae</i> gen.	++									
<i>Weigela kryshstofovichiana</i> Dorof.		+								
<i>Sambucus pulchella</i> C. et E. M. Reid		++								
<i>Carpolithus bilobatus</i> Nikit.		++								
<i>C. rosenkjaeri</i> Hartz		++								
<i>C. natans</i> Nikit.	+	+								

числе остатков, что дает некоторое основание считать рассматриваемую толщу несколько более древней по сравнению с бещеульской свитой.

Флоры с. Киреевского (Никитин, 1948, Дорофеев, 1960б), с. Кожевникова (Никитин, 1948, Колесникова, 1960) на р. Оби, пос. Прииск на р. Большой Юксе (Дорофеев, 1955б) богаче рассматриваемой по составу и, по-видимому, старше ее, хотя все эти флоры также миоценовые. Значительно труднее решить вопрос о возрастном соотношении рассматриваемой флоры и флоры с. Новоникольского на р. Иртыше (Дорофеев, 1955а). Последняя еще очень слабо выявлена, так как изучалась по небольшим, главным образом случайно собранным образцам, вследствие чего она весьма проблематично сопоставлялась то с флорой киреевских глин, то считалась моложе последней. По-видимому, флора с. Новоникольского все же моложе обеих киреевских флор (и флоры из глин, и флоры из песков), а также моложе флоры с. Кожевникова и флоры пос. Прииск на р. Большой Юксе. Более того, сравнительно очень подробно изученные флоры бещеульской свиты р. Иртыша показывают большое их сходство с флорой с. Новоникольского, так как в этих флорах выявлено много очень архаичных форм, свойственных олигоцену, хотя эти формы там и не господствуют. Новоникольская флора менее изучена, чем бещеульская поэтому архаичных форм в ней выявлено меньше, но, по-видимому, она все же несколько старше бещеульских. Рассматриваемая флора с. Юровского представляется несколько более молодой, чем новоникольская флора, и несколько более древней по сравнению с флорами бещеульскими и соответствует промежуточному этапу в развитии миоценовой флоры Западной Сибири между этапами, воспроизводимыми новоникольской и бещеульской флорами.

TYPHACEAE

Typha sibirica Dorofeev sp. n.

(Табл. I, 7—14; рис. 1, 13—15)

Диагноз. Семена мелкие, узкие, близ верхушки перетянутые в горлышко; верхушка чаще выемчатая, с погруженной крышкой.

Описание. Семена 1.0—1.4×0.2—0.3 мм, сигаровидные, прямые или слабо согнутые в оси, в разной степени сплюснутые. Основание сужено в толстую (редко в тонкую) и короткую ножку. Верхняя половина сначала перетянута в горлышко, а потом снова расширена, горизонтально, косо или выемчато вырезана. Верхушка всегда уже середины. Микропилярная крышка круглая, всегда погруженная, т. е. помещается внутри, за краями семени. Столбик возвышается из середины крышки, сохраняется редко. Кожура из трех слоев. Верхний слой сложен сравнительно крупными 4—6-угольными, продолговатыми, вдоль вытянутыми и расположенными в 12—15 продольных рядов клетками-ячейками с высокими стенками и тонкими днищами. Средний слой образован 4—6-угольными, более мелкими, чем в верхнем слое, поперек ориентированными и расположенными в продольных рядах клетками-ячейками с высокими стенками. Внутренний слой, или тегмен, гладкий, блестящий, полупрозрачный. Цвет верхних двух слоев коричневатый, внутреннего — соломенно-желтый или коричневатый.

Сравнение. Описанные семена заметно отличаются от семян всех современных видов характерной перетяжкой у верхушки, погруженной крышкой и даже своей более узкой формой. Наиболее сходны с описываемыми семенами, особенно с экземп-

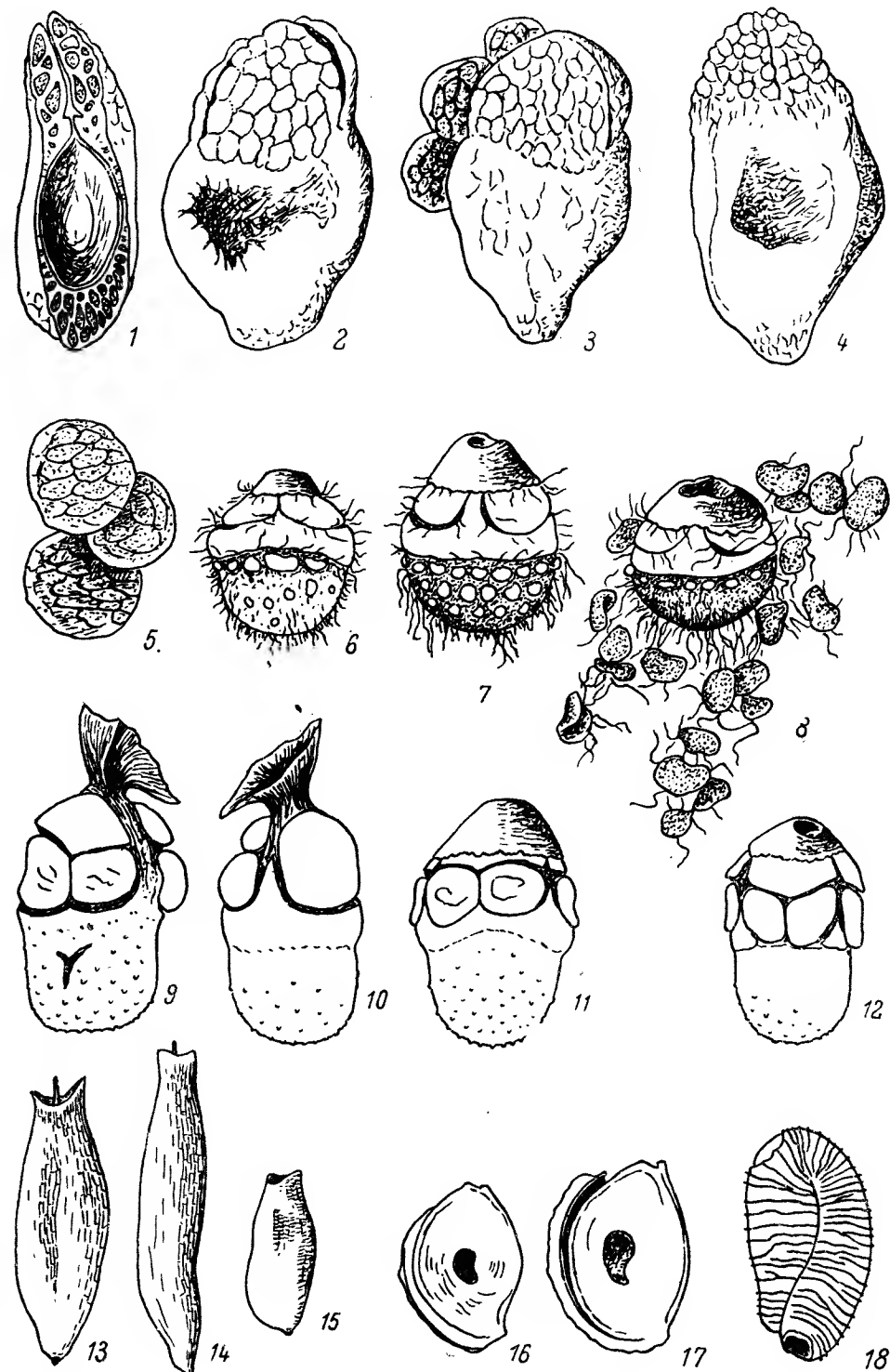


Рис. 1.

1—5 — *Salvinia* cf. *intermedia* Nikit. (1—4 — мегаспоры, 5 — массулы, увел. 75); 6—8 — *Azolla tomentosa* Nikit. var. *monilifera* Nikit. (6—7 — мегаспоры, 8 — мегаспора с массулами, увел. 75); 9—12 — *Azolla aspera* Dorof., мегаспоры, увел. 75; 13—15 — *Typha sibirica* Dorof., семена, увел. 30; 16—17 — *Potamogeton kipianiae* Dorof., эндокарпы, увел. 16; 18 — *Alismataceae* gen., семя, увел. 30.

лярами короткими и сравнительно толстыми, семена *T. pliocenica* Dorof., описанные из плиодена Башкирии (Дорофеев, 1960 г., стр. 20, т. 1, фиг. 8—14), но последние немного мельче даже наиболее коротких семян из описываемой коллекции, сильнее раздуты в середине, менее перетянуты у верхушки и несколько отличаются строением клеток верхнего и среднего слоя кожуры. Если *T. pliocenica* Dorof. по форме семян несколько напоминает *T. latifolia* L., то *T. sibirica* Dorof. обнаруживает некоторое сходство с *T. angustifolia* L. В действительности же это сходство лишь внешнее, в общей форме семян. Для обоих ископаемых видов очень характерна погруженная крышка, резко суженная или перетянутая близ края верхушка, что совсем не характерно для семян названных современных видов. *T. sibirica* Dorof. характерна для верхнетретичных отложений Западной Сибири, в основном для отложений бещеульской свиты р. Иртыша. Возможно, что она свойственна и более древним, миоценовым же отложениям, но в олигоценовых флорах она не отмечалась, а в верхнемиоценовых встречается в большом количестве.

POTAMOGETONACEAE

Potamogeton kipianiae Dorofeev sp. n.

(Табл. I, 17; рис. 1, 16—17)

Д и а г н о з. Эндокарпы мелкие, в контуре почти овальные, толстые. Столбик и ножка короткие. Плечо короткое. Створка слабо килеватая. Бока с большим отверстием.

О п и с а н и е. Эндокарпы $1.6 \times 1.8 \times 1.0$ — 1.2 мм. Брюшко изогнутое, верхняя его часть сильно выдается, нижняя — поджатая. Столбик короткий, тонкий, расположен на продолжении брюшной стороны. Ножка короткая, почти незаметная, выходит из основания брюшка. Створка дуговидная, по краю с невысоким килем, до столбика не доходит, оставляя короткое, слегка приподнятое к створке плечо. Бока плоские, к брюшной стороне пониженные, у створки приподнятые. Отверстие дуговидное, сравнительно большое. Стенки толстые.

С р а в н е н и е. Эндокарпы очень характерны. Среди современных видов близко сходных с ними не обнаружено, хотя мелкоплодных видов в современной флоре много. Несколько напоминают ископаемые современные эндокарпы *P. polygonifolius* Roug. (Прибалтика), но последние толще, несколько отличаются формой столбика, ножки, створки, отверстия на боку и другими признаками. Очевидно, что это ископаемый вид, как и многие другие виды этого рода третичной флоры, без определенных связей с современными флорами.

Видовое название дано в честь М. Г. Кипиани, собравшей описываемую коллекцию.

CYPERACEAE

Scirpus nikolaevii Dorofeev sp. n.

(Табл. I, 28—34)

Д и а г н о з. Орешки клиновидные, продолговатые, крупные, слабо выпуклые. Грани ровные. Ребра тонкие, островатые. Основание узкое. Щетинки почти равны длине плода. Поверхность черного цвета, продольно исчерченная. Клетки мелкие, в продольных рядах.

О п и с а н и е. Орешки 1.8 — 2.6×0.8 — 1.3 мм, клиновидные, продолговатые. Основание вытянутое, узкое, с кольцом, от которого отходят длинные, достигающие длины плода щетинки, в основании сплюснутые, от середины и выше шиловидные, легко опадающие. Верхушка закруглена или островато сужена. Столбик тонкий, закругленно-треугольный, бока его легко стираются и в этом случае он совсем короткий, конический. Спинка плоская. Брюшная сторона слабо двухгранно выпуклая, иногда почти плоская. Грани ровные. Ребра островатые, бока иногда окаймленные. Среднее ребро тонкое, иногда нитевидное, на потертых экземплярах коричневатое. Стенки умеренной толщины, легко мнутся. Поверхность черного цвета, при небольшом увеличении кажется продольно исчерченной, при большом увеличении хорошо видны мелкие 4—6-угольные клетки, расположенные в продольных, иногда изогнутых рядах, сплошных или коротких. Каждый ряд имеет более высокие продольные стенки клеток, которые сливаются и образуют тонкие гребни, которые при небольшом увеличении создают характерную исчерченность.

С р а в н е н и е. Очень интересный вид, представленный массой хороших остатков. Среди современных видов этого рода сходных плодов не найдено. Очень большое общее сходство описываемые плоды имеют с плодами рода *Eriophorum*, но у последнего плоды еще более продолговатые, еще более плоские, а щетинок нет совсем, вместо них имеются многочисленные гибкие, очень длинные, легко разрушающиеся волоски. Видовое название дано в честь геолога В. А. Николаева, много лет изучавшего геологию Западной Сибири, особенно третичные отложения.

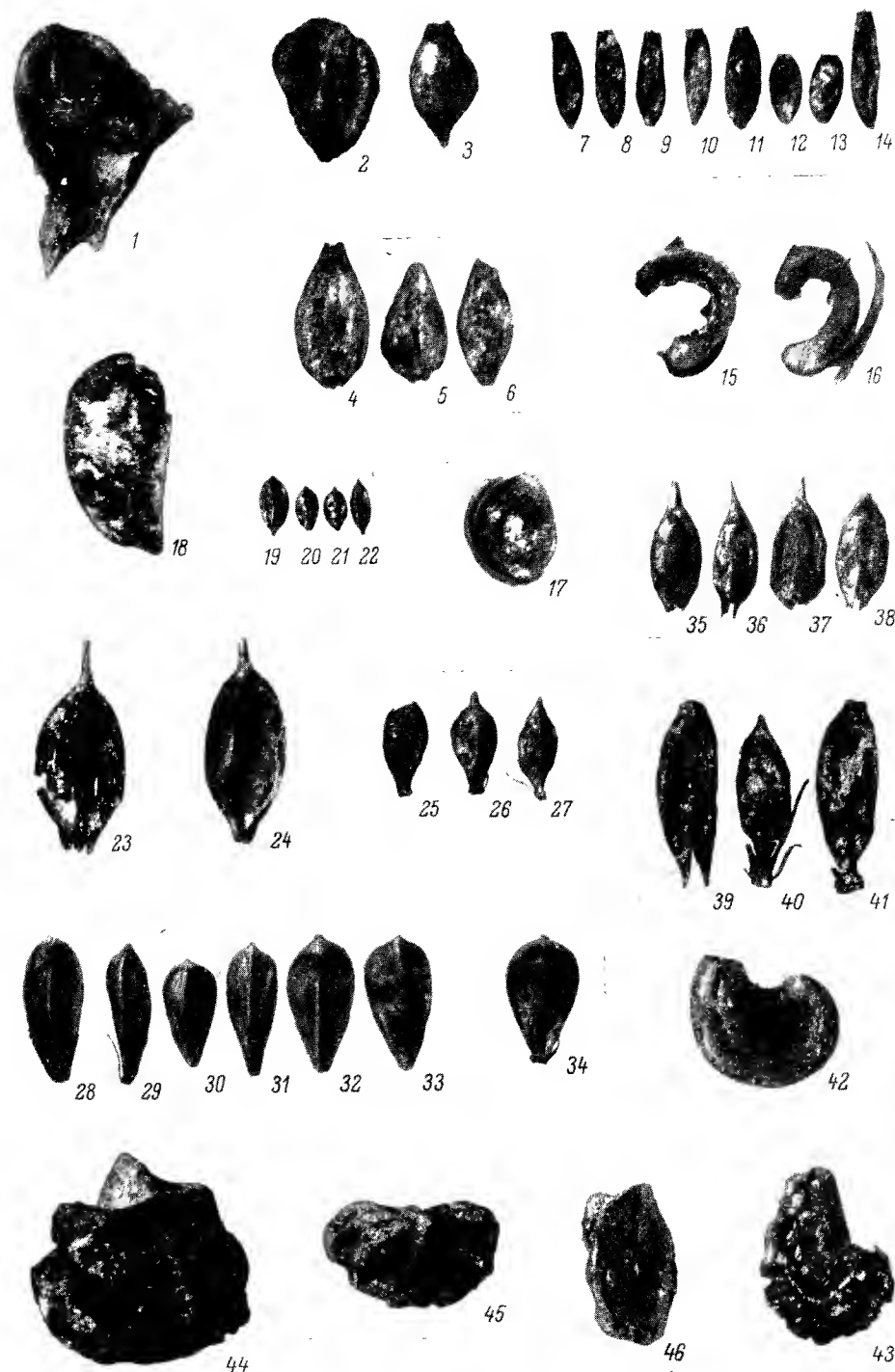


Таблица I

1 — *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer., семя, увел. 5; 2 — *Sparganium* sp. 1, эндокарп, увел. 6; 3—6 — *Sparganium* sp. 2, эндокарп, увел. 6; 7—14 — *Typha sibirica* Dorof., семена, увел. 12; 15—16 — *Potamogeton erosus* Nikit., эндокарпы, увел. 9; 17 — *Potamogeton kipianiae* Dorof., эндокарпы, увел. 9; 18 — *Caldesia* sp., эндокарп, увел. 10; 19—22 — *Scirpus* sp., орешки, увел. 10; 23—24 — *Carex* sp., орешки, увел. 10; 25—27 — *Scirpus palibinii* Nikit., орешки, увел. 10; 28—34 — *Scirpus nikolaevii* Dorof., орешки, увел. 10; 35—38 — *Dulichium vespiforme* C. et E. M. Reid, орешки, увел. 10; 39—41 — *Dulichium marginatum* (C. et E. M. Reid) Dorof., орешки, увел. 10; 42 — *Epipremnum ornatum* Reid et Chandler, семя, увел. 10; 43 — *Epipremnum cristatum* Nikit., семя, увел. 10; 44 — *Pterocarya* sp. 1, эндокарп, увел. 6; 45 — *Pterocarya* sp. 2, эндокарп, увел. 6; 46 — *Pterocarya* cf. *kireevskiana* Dorof., эндокарп, увел. 6.

Pterocarya cf. *kireevskiana* Dorof.

(Табл. I, 46)

1960. Дорофеев, О третичных флорах Киреевского яра, стр. 212, т. 1, фиг. 8—10.

О п и с а н и е. Эндокарп 4.8—2.8 мм, продолговатый, неправильный. Основание закруглено. Верхушка вытянута. Бока ребристые. Ребра в нижней половине невысокие, в верхней — неравномерно высокие, крылатые. Гнездо небольшое. Перегородка в плоскости раскола тонкая, высокая, более $\frac{1}{3}$ общей высоты. Полости в верхней половине стенок имеются.

С р а в н е н и е. Описанный эндокарп сходен с эндокарпами *P. kireevskiana* Dorof. (Дорофеев, 1960б), но ребра у него более высокие, чем у типичных экземпляров. Современным аналогом этого вида является *P. stenoptera* DC.

Pterocarya sp.¹

(Табл. I, 44)

О п и с а н и е. Эндокарп 5.0×5.1 мм, кубаревидный. Нижняя его половина клиновидно сужена. Верхняя половина слегка приплюснута. Верхушка коническая, невысокая. Бока ребристые. Ребра в числе 8 главных проходят от верхушки к основанию, толстые, высокие, по краю острые, почти крылатые, по высоте неравные, сплошные или раздваивающиеся. Стенки толстые, деревянистые, в верхней половине с полостями.

С р а в н е н и е. Описываемый эндокарп заметно отличается от известных мне современных видов и несомненно принадлежит какому-то ископаемому виду. Из современных видов наиболее сходны с ним эндокарпы *P. stenoptera* DC., но последние крупнее, более вытянуты, менее ребристы, хотя имеют полости в стенках верхней половины. Эндокарпы *P. pterocarpa* (Michx.) Kunth крупнее, менее ребристы, хотя также с полостями в стенках. Очень высокие, тонкие, крылатые ребра имеют современные эндокарпы *P. hupehensis* Scan, но в стенках последних нет полостей. Другие современные виды имеют эндокарпы, еще более отличающиеся от описываемого. Ископаемые виды из третичных отложений Западной Сибири *P. crassa* Dorof. и *P. kireevskiana* Dorof. (Дорофеев, 1960б) имеют менее высокие ребра, причем первый вид обладает более крупными и низкими эндокарпами, как правило, без полостей в стенках, а второй отличается более продолговатыми эндокарпами. По-видимому, это какой-то особый вид.

Pterocarya sp.²

(Табл. I, 45)

О п и с а н и е. Эндокарп 2.9×4.2 мм, низкий, но широкий, вытянутый в сторону крыльев. Верхушка низкая. Бока ребристые. Стенки тонкие.

С р а в н е н и е. Юная форма, возможно недозревший экземпляр предыдущего вида, а возможно недозревший же экземпляр *P. crassa* Dorof.

BETULACEAE

Alnus decipiens (Nikitin) Dorofeev

(Табл. II, 3—7)

1957. ? *Myrica decipiens* Nikit., Дорофеев, Мат. к позн. западно-сиб. третичн. фл., стр. 302, т. III, фиг. 10—11.

1960. Дорофеев, Об олигоцен. фл. Дунаевского яра на р. Тым в Зап. Сибири, стр. 659.

1961. Дорофеев, Новые данные о третичн. фл. из района с. Антропово на р. Тавде, стр. 924.

О п и с а н и е. Крылатки 1.7—2.0×1.0—1.4 мм, овальные, сердцевидные, плоские, орешки их всегда овальные. Крылья образованы эпидермисом, выходящим за пределы орешков, неширокие, на верхушке заходят несколько выше основания столбиков. Верхушка незначительно вытянута, с основаниями черных столбиков. Основание закругленное или слабо выемчатое, место прикрепления небольшое, расположено на торце или в основании боковой стороны. Эпидермис в середине крылатки сильно или слабо сморщен, на крыльях более гладкий, коричневый или серовато-коричневый, сильно или слабо блестящий. Клетки его мелкие, 4—6-угольные, расположены в продольных рядах.

С р а в н е н и е. Плоды этого вида П. А. Никитин отнес к роду *Myrica*, по-видимому, по некоторому сходству оболочки плода с современными плодами *M. gale* L.



Таблица II

1—2 — *Alnus* cf. *kireevskiana* Dorof., орешки, увел. 10; 3—7 — *Alnus decipiens* (Nikit.) Dorof., крылатки и орешки, увел. 10; 8—9 — *Fagus* sp., лопасти плюсок, увел. 3; 10—14 — *Nymphaea ovalisperma* Dorof., семена, увел. 8; 15—16 — *Boehmeria nikitinii* Dorof., плоды, увел. 15; 17—19 — *Cleome rugosa* (E. M. Reid) Dorof., семена, увел. 9; 20—21 — *Euryale tenuicostata* Dorof., семена, увел. 5; 22—24 — *Hypericum* sp., семена, увел. 15; 25 — *Padus* cf. *virginiana* (L.) Mill., эндокарп, увел. 7; 26—29 — *Liriodendron geminata* Kirchl., семена, увел. 10; 30 — *Araliaceae* gen., эндокарп, увел. 10; 31—33 — *Menyanthes parvula* Nikit., семена, увел. 9; 34—36 — *Sambucus pulchella* C. et E. M. Reid, семена, увел. 8.

В некоторых отчетах П. А. Никитина этот вид иногда называется *Comptonia decipiens* Nikit., хотя деревянные, крепкие, более крупные плоды этого рода очень сильно отличаются от описываемых. Наблюдениями за новыми находками остатков этого вида установлено, что это плоды вида *Alnus*, очень архаичного, без каких-либо определенных связей с современными видами. Совсем недавно были найдены и чешуи с признаками рода *Alnus* (скульптурированная внешняя сторона лопастей, разделение верхушки на 2 лопасти), хотя и в плодах, и в чешуях еще сохраняется что-то от рода *Betula* (мелкие, довольно тонкие крылья, разделение верхушки чешуи во многих случаях на 3 лопасти). Типичные плоды этого вида происходят из олигоценовых отложений Лагерного сада в г. Томске. Наблюдения показывают, что плоды этого вида довольно разнообразны, и возможно, что этот вид объединяет в себе несколько самостоятельных видов; в основном он свойствен олигоценовым отложениям Западной Сибири. Совсем недавно эндокарпы, практически не отличимые от западно-сибирских, были найдены вместе с массой чешуй в олигоценовых отложениях Прибалтики (пос. Отрадное в 4 км к западу от г. Светлогорска Калининградской обл.). В миоценовых отложениях плоды этого вида встречаются реже.

FAGACEAE

Fagus sp.

(Табл. II, 8—9)

Описание. В коллекции 2 лопасти плюсок, 10.4×5.0 и 6.0×4.7 мм, толстые, деревянистые. Внешняя поверхность была покрыта толстыми шипами, коротко обломанными, с низбегающими основаниями. Внутренняя поверхность продольноштриховатая.

Сравнение. Лопастни принадлежат какому-то виду с крупными плюсками, типа *F. silvatica* L., *F. ferruginea* Ait. и др. В третичных отложениях Западной Сибири остатки бука обнаружены уже в четвертом пункте: он известен из олигоцена Компасного бора на р. Тым (Дорофеев, 1960а), олигоцена с. Козюлино в устье р. Томи (Дорофеев, 1959б) и миоцена с. Киреевского на р. Оби (Дорофеев, 1960б). Во всех случаях остатки единичны и почти всегда фрагментарны, что затрудняет их определение, но уже установлено, что их было по крайней мере 2 вида: один с крупными плюсками, другой — с мелкими. Обитали они по водоразделам, поэтому их остатки попадали в водоемы случайно, чем и объясняется их редкая встречаемость в ископаемом состоянии.

URTICACEAE gen.

(Рис. 2, 6—7)

Описание. В коллекции 2 измятых, по-видимому, незрелых плодика 1.0×0.9 — 1.0 мм, в контуре яйцевидные, слабо двояковыпуклые. Основание закруглено, место халазы несколько выступает. Верхушка сужена, скошена в брюшную сторону, заканчивается микропилярным выступом сплюснутоцилиндрической формы, несколько отогнутым от брюшной стороны. Стенки тонкие, сильно измятые, легко раскалываются по брюшному шву. Поверхность равномерно покрыта мелкими шестиугольными ячейками, матовая, светло-коричневого цвета. На поверхности, кроме того, имеются следы железок черного цвета, и возможно, что у вполне зрелых экземпляров были немногочисленные бугорки, так как у описываемых экземпляров общая поверхность не совсем ровная.

Сравнение. Несомненное *Urticaceae*. Очень сходные, но более крупные плоды с более крепкими стенками имеет *Sceptocnide macrosarpa* Max. (Япония). Менее сходны плоды *Pilea angulata* Bl. (экземпляры с о. Явы). Нужны дополнительные исследования на лучшем ископаемом материале.

NYMPHAEACEAE

Nymphaea ovalisperma Dorofeev sp. n.

(Табл. II, 10—14)

Диагноз. Семена овальные, не крупнее 3 мм при ширине 1—2 мм, коричневатые-черные. Клетки поверхности в контуре прямоугольные, сильно вытянутые. Край клетки сильно извилистый, извилины глубокие, расположены густо.

Описание. Семена 1.3 — 2.9×0.9 — 2.0 мм, овальные, реже продолговатые. Кожура тонкая, сильно измятая. Поверхность коричневатая-черная, шероховатая, тускло-блестящая. Клетки прямоугольные, узкие, вытянутые поперек оси семени, расположены в довольно правильных продольных рядах. Край клетки, как и у семян всех видов этого рода, петлеобразно изогнут, но у описываемого вида петли очень глу-

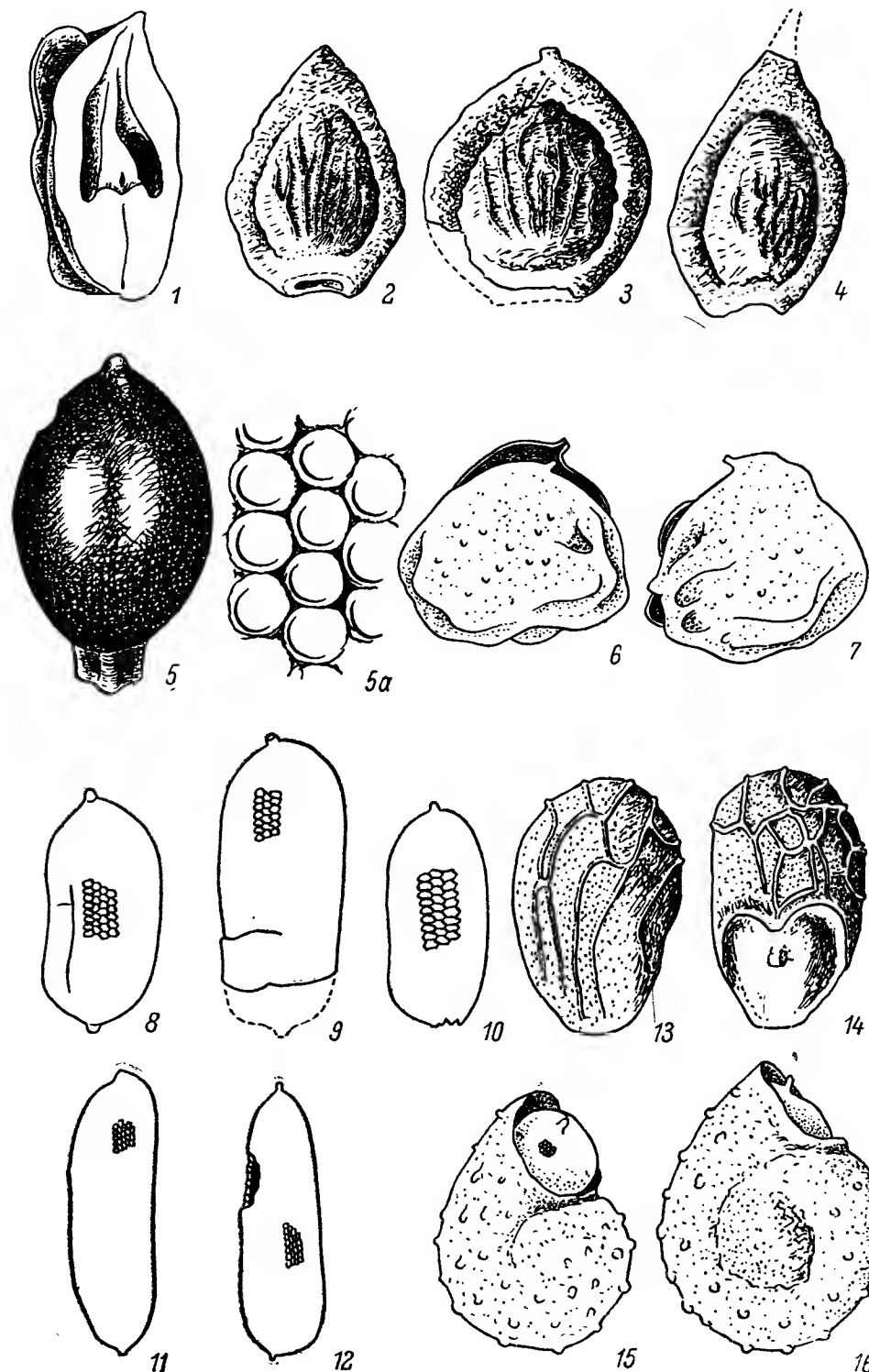


Рис. 2.

1 — *Pterocarya* cf. *kireevskiana* Dorof., эндокарп, увел. 9; 2—4 — *Boehmeria nikitini* Dorof., плоды, увел. 30; 5 — *Aldrovanda* cf. *intermedia* Reid et Chandl., семя, увел. 30; 5a — деталь поверхности; 6—7 — *Urticaceae* gen., плод с двух сторон, увел. 30; 8—12 — *Hypericum* spp., семена, увел. 30; 13—14 — *Teucrium sibiricum* Dorof., орешек с двух сторон, увел. 30; 15—16 — *Melastomites tertaria* Dorof., семена, увел. 30.

бокие, располагаются одна к другой близко. Стенки клеток незначительно возвышаются над общей поверхностью семян. Середины клеток гладкие и по уровню они ниже приподнятых краев.

С р а в н е н и е. Описываемый вид — по счету второй ископаемый вид этого рода, описываемый из миоценовых отложений Западной Сибири. Для обоих видов характерны очень узкие поперек вытянутые клетки поверхности с сильно извилистым краем. Описываемый вид отличается короткими и довольно широкими семенами овальной формы. Сходный по форме клеток *N. longisperma* Dorof., описанный из миоценовых отложений у д. Лежанки на р. Иртыше (Дорофеев, 1959а), отличается продолговатыми, сильно вытянутыми, иногда почти прямоугольными семенами 2.0—3.6 мм длины 1.1—1.9 мм ширины. Названные ископаемые виды — несомненно вымершие, очень далекие от современных европейско-сибирских видов. Из последних наиболее сходен по общей форме семян с описываемым видом *N. candida* Presl. Очень характерно, что у современных семян этого вида клетки в общем крупнее, менее вытянуты и с менее извилистым краем, но у экземпляров более южных, например у экземпляров, собранных в оз. Базалаки в Грузии, встречаются единичные семена с очень узкими клетками, вполне сходными с ископаемыми. Из буроугольных отложений Рыпина в Польше М. Ланцуска-Шродонева приводит сходные с описываемыми семена, которые она определяет как *N. alba* L., *N. candida* Presl и *Nymphaea* sp. (Lancuska-Srodoniowa, 1957, p. 26—27, t. 4, fig. 1—9). Семена того же типа представлены в торфяне Старых Гливиц в Польше, которые В. Шафер определяет как *N. lotus* L. (Szafer, 1961, t. 14, fig. 13—15), но клетки поверхности у этих семян (см. изображения их, Szafer, 1961, t. 15, fig. 1) все же менее удлинены, чем у семян описываемого вида из обоих местонахождений; семена принадлежат вымершим видам, отличающимся от описываемых западносибирских более короткими клетками.

ROSACEAE

Padus cf. *virginiana* (L.) Mill.

(Табл. II, 25)

О п и с а н и е. Эндокарп 5.0×3.6 мм, яйцевидный, асимметричный, сплюснутый. Верхушка слабо заострена. Основание косо срезано, место прикрепления выемчатое. Боковой шов сглаженный, без резкой оторочки. Стенки умеренно толстые, при фоссилизации сматые. На поверхности характерные редкие морщинки, проходящие дугами от основания и от боков к середине, местами утолщенные в бугорки.

С р а в н е н и е. Описанный эндокарп несомненно принадлежит этому роду. Современные эндокарпы *P. racemosa* (Lam.) Gilib. скульптурированы очень резкими и более густо расположенными морщинками с бугорками. Из других современных видов наиболее сходные эндокарпы имеет *P. virginiana* (L.) Mill. Это — небольшое дерево, распространенное в Северной Америке от п-ова Лабрадора, Гудзонова залива и Саскачевана в Канаде до Джорджии, Алабамы и Канзаса в США. Современные эндокарпы названного вида несколько отличаются от описываемого сильным заострением верхушки и обособлением места прикрепления в короткую, толстоватую ножку. Несомненно, что в третичной флоре Западной Сибири был представлен особый вид, близкий к названному североамериканскому, но для его установления нужен дополнительный материал.

MELASTOMACEAE

Melastomites tertiaria Dorof.

(Рис. 2, 15—16)

1960. Дорофеев, О третичной флоре Белоруссии, стр. 1432, т. 4, фиг. 8—10.

О п и с а н и е. В коллекции 2 семени 1.0×0.9 и 1.1×1.0 мм, оба крючковидно согнутые, к верхушке расширенные и косо срезанные. Основание закруглено, нижний, рубчиковый конец семени прижат к срезанному, микропилярному концу. Отверстие верхушки прикрыто полушаровидной крышечкой с сосочком, погруженной в полость семени. Кожура умеренно толстая, упругая. Поверхность серовато-коричневого цвета, равномерно покрыта мелкими сотовидными ячейками. Кроме того, на поверхности имеются крупные, округлые, несколько удлиненные бугорки, расположенные дуговидными рядами, параллельными внешнему краю семян.

С р а в н е н и е. Семена вполне соответствуют типу этого вида, описанному из буроугольных отложений Белоруссии. Такое же семя найдено мною в миоценовых отложениях у с. Карташево на р. Иртыше. Несколько отличаются от них семена из миоценовых же отложений у с. Киреевского на р. Оби: они немного крупнее, с более тонкой кожурой, с несколько более мелкими, но гуще расположенными бугорками. Но все это один и тот же род, несомненно принадлежащий к сем. *Melastomaceae*, к сожалению, пока еще совсем не известный.

Л и т е р а т у р а

Дорофеев П. И. (1955а). Об остатках растений из третичных отложений в районе с. Новоникольского на Иртыше в Западной Сибири. ДАН СССР, 101, 5. — Дорофеев П. И. (1955б). Ископаемая флора с р. Большой Юксы в Западной Сибири. ДАН СССР, 102, 6. — Дорофеев П. И. (1957). Материалы к познанию западносибирской третичной флоры. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. — Дорофеев П. И. (1958а). Новые данные об олигоценовой флоре у д. Реженки в Западной Сибири. ДАН СССР, 123, 1. — Дорофеев П. И. (1958б). Новые данные об олигоценовой флоре д. Белоарки на р. Тавде в Западной Сибири. ДАН СССР, 123, 3. — Дорофеев П. И. (1959а). О третичной флоре д. Лежанки на Иртыше. Палеонтолог. журн., 2. — Дорофеев П. И. (1959б). Об олигоценовой флоре с. Козюлино в устье р. Томи. ДАН СССР, 127, 5. — Дорофеев П. И. (1960а). Об олигоценовой флоре Дунаевского яра на р. Тым в Западной Сибири. ДАН СССР, 132, 3. — Дорофеев П. И. (1960б). Новые данные о третичных флорах Киреевского яра на Оби. ДАН СССР, 133, 1. — Дорофеев П. И. (1960в). О третичной флоре Белоаруссии. Бот. журн., 40. — Дорофеев П. И. (1960). О плиоценовой флоре Башкирского Предуралья. Вopr. геол. вост. окраины Русской платформы и Ю. Урала, 5, Уфа. — Дорофеев П. И. (1961). Новые данные о третичной флоре из района с. Антропово на р. Тавде. ДАН СССР, 137, 4. — Колесникова Т. Д. (1960). К познанию третичной флоры Заобского яра в Западной Сибири. Бот. журн., 4. — Никитин П. А. (1948). Плиоценовые флоры с р. Оби в районе Томска. ДАН СССР, 61, 6. — Lancuska-Srodoniowa M. (1975). Miocene flora z Rypina na pojezierzu dobrzynskim. Prace Inst. Geol., 15. — Szafer W. (1961). Miocene flora ze Starych Gliwic na Slasku. Prace Inst. Geol., 33, Warszawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 II 1962).

УДК 581.4 : 582.232(47) : 631.4

А. Н. Третьякова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ШТАММОВ НЕКОТОРЫХ СИНЕЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ, ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ РАЗНЫХ ПОЧВ СССР

A. N. TRETIAKOVA. CHARACTERISTIC MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE STRAINS OF SOME CYANOPHYTA ISOLATED FROM DIFFERENT SOILS OF THE U. S. S. R.

Среди почвенных водорослей все большее внимание исследователей привлекают синезеленые водоросли как фиксаторы азота атмосферы и возможные объекты массового культивирования (Singh, 1961; Штина, 1961, 1963; Горюнова и др., 1965).

Возможность широкого использования синезеленых водорослей в производственных масштабах зависит как от подбора необходимых условий культивирования, так и от подбора соответствующих штаммов водорослей. В оценке штаммов синезеленых водорослей как объектов массового культивирования главное значение будут иметь их физиологические особенности: скорость роста, интенсивность накопления азота, отношение к разным условиям среды. Однако в систематике синезеленых водорослей главным критерием являются морфологические признаки, поэтому изучение выделяемых штаммов следует вести на основе синтетического применения морфологических и физиологических методов исследования (Полянский, 1936; Голлербах и др., 1961).

Целью настоящей работы было изучить некоторые особенности морфологии и биологии штаммов одного и того же вида водорослей, выделенных из разных почв и различных географических районов Советского Союза. Изучение морфологической изменчивости низших организмов, как указывал В. И. Полянский (1948), представляет интерес не только для познания их морфологии, но и для разрешения чисто систематических вопросов.

Для подробного изучения были взяты штаммы двух видов: *Stratonostoc linckia* (Roth) Elenk. f. *muscorum* (Ag.) Elenk. (= *Nostoc muscorum* Ag.) и *Tolypothrix tenuis* Kütz. Штаммы этих видов выделены из следующих пунктов Советского Союза (табл. 1).

Все указанные штаммы изучались в альгологических чистых культурах; последние получены одним из двух способов: 1) посев почвенного мелкозема на агаровые среды с последующими пересевами колоний, разрастающихся вокруг почвенных частиц; 2) посев почвы в жидкие среды и последующий посев водорослевых пленок на агаровые пластинки.

Альгологически чистые культуры водорослей испытывались на различных безазотистых средах, предложенных для синезеленых водорослей (Fogg, 1942; Cameron a. Fuller, 1960; Мохамед Самех Таха, 1963).

ТАБЛИЦА 1

Список изученных штаммов почвенных водорослей; образцы почвы для посева в культурах взяты с глубины 0—10 см, в одном случае — поверхностная корочка

№№ штаммов	Типы почв	Географическое местоположение	Местообитание
<i>Stratonostoc linckia</i> f. <i>muscorum</i>			
1	Гумусо-железистый подзол.	Кольский полуостров.	Пахотная почва, 0—10 см.
2	Дерново-подзолистая.	Кировская область.	Луг, 0—10 см.
3	Черноземная.	Курская область.	Залежь, 0—10 см.
4	Светлокаштановая.	Волгоградская область.	Пахотная почва, 0—10 см.
5	Дерново-подзолистая.	Казахстан, Кустанайская область.	Березовый колос, 0—10 см.
6	Желтоземно-подзолистая.	АзербСССР, Ленкорань.	Целина, 0—10 см.
8	Торфяно-болотная.	Кировская область.	Целина, 0—10 см.
<i>Tolypothrix tenuis</i>			
1	Гумусо-железистый подзол.	Кольский полуостров.	Пахотная почва, 0—10 см.
2	Дерново-подзолистая.	Кировская область.	Луг, 0—10 см.
3	Такыр.	Казахстан, Кустанайская область.	Поверхностная корочка.

Водоросли выращивались в колбах Эрленмейера с 70 мл безазотистой среды в течение 50 дней. Культуры водорослей в колбах инкубировались при 27—28° в люминистате с освещенностью от 3 до 4 тыс. люкс в течение 8 часов ежедневно, без продувания воздуха.

Морфологические особенности штаммов были изучены в динамике через 15, 30 и 50 дней после начала роста на безазотистых средах. Для измерения размеров вегетативных клеток, гетероцист и спор каждый раз просматривалось 50 объектов. Такой метод работы давал возможность выявить изменчивость морфологических признаков, с одной стороны — у разных штаммов одного и того же вида в одинаковых условиях, а, с другой — у одного и того же штамма в зависимости от состава питательной среды и возраста культуры. У всех штаммов определены скорость роста на разных безазотистых средах и накопление азота (Третьякова, 1965). Выявлено наличие физиологических групп у *Stratonostoc linckia* f. *muscorum*. Наиболее активными по накоплению биомассы и фиксированного азота оказались штаммы, выделенные из черноземной (штамм 3) и дерново-подзолистой (штамм 5) почв.

Поскольку работа проводилась не с бактериально чистыми, а с альгологически чистыми («одноводорослевыми») культурами, был проведен анализ сопутствующей микрофлоры, развивающейся в культуральной среде.

Все выделенные нами образцы *Stratonostoc linckia*, несмотря на некоторые различия, были отнесены к одной форме — f. *muscorum*. В исходных культурах на обычных питательных средах размеры всех клеток в основном соответствовали диагнозу, за исключением формы и длины спор у некоторых штаммов, что, вероятно, было вызвано лабораторными условиями культивирования. Еще В. И. Полянский (1940 : 45) отмечал, что «habitus синезеленых водорослей на искусственных средах иногда существенно видоизменяется». Опыты показали, что при культивировании на безазотистой среде штаммы *Stratonostoc linckia* отличаются друг от друга довольно существенно.

В жидких культурах удалось констатировать не только различия во внешнем виде колоний и характере их роста (табл. 2), но и модифицирование некоторых систематически важных признаков в строении трихомов. Штаммы различались между собой по форме и величине клеток, по размерам гетероцист и спор (табл. 3), а также по расположению трихомов и по фазам развития. При этом значительно уклонялись от исходного диагноза штамм 2 и штамм 4, у которых ширина трихомов на безазотистых средах резко увеличилась в сравнении с исходной культурой. Обнаружены также различия в морфологии клеток у одних и тех же штаммов в зависимости от состава питательной среды (табл. 4).

Значительный интерес для систематики представляет сильная возрастная изменчивость размеров вегетативных клеток у штаммов *Stratonostoc linckia* f. *muscorum*. Можно предположить, что эти вариации размеров клеток были связаны или с не-

ТАБЛИЦА 2

Внешние различия между штаммами *Stratonostoc linckia* f. *muscorum* после 40 дней культивирования в жидкой безазотистой среде

№№ штаммов	Форма колоний	Характер роста колоний	Окраска колоний	Трихомы
1	Шарики 1—1.5 мм в диаметре.	Прикрепленные.	От светло-зеленой до желтой.	Компактно расположенные, сильно переплетенные.
2	Шарики 3—5 мм в диаметре.	Свободно плавающие, редко прикрепленные.	От светло-зеленой до синезеленой.	Рыхло расположенные, петлеобразно извитые.
3	Хлопья или пленки.	Свободно плавающие и прикрепленные.	От зеленой до темно-синезеленой.	Рыхло расположенные, спирально изогнутые, редко прямые.
4	Шарики или небольшие кулочки.	Свободно плавающие или прикрепленные.	От светло-зеленой до синезеленой.	Рыхло расположенные, петлеобразно извитые.
5	Пленки.	Свободно плавающие.	От ярко-зеленой до темно-зеленой.	Компактно соединенные, прямые или петлеобразно изогнутые.
6	Хлопья.	Прикрепленные, изредка свободно плавающие.	Зеленовато-желтая.	Рыхло расположенные, петлеобразно извитые.

ТАБЛИЦА 3

Размеры клеток штаммов *Stratonostoc linckia* f. *muscorum* (в μ) в одной и той же жидкой среде (возраст культуры 40 дней)

№№ штаммов	Вегетативные клетки		Гетероцисты	Споры	
	длина	ширина		длина	ширина
1	4.12±0.11	3.93±0.06	3.1—6.2	4.7—6.6	5.3—6.2
2	4.12±0.19	6.18±0.03	3.4—6.2	—	—
3	4.90±0.16	4.46±0.06	5.3—6.2	—	—
4	5.93±0.09	6.52±0.03	6.2—9.3	6.2—9.3	5.6—6.2
5	4.18±0.12	5.05±0.03	3.1—6.1	6.2—8.1	4.1—6.2
6	4.37±0.09	4.18±0.09	3.4—6.2	4.7—9.3	4.7—8.3

значительными колебаниями условий в процессе длительного культивирования (температуры, света, влажности), или с изменением состава питательной среды по мере старения культуры, или с возрастным изменением вегетативных клеток.

Одновременно с жидкими культурами был заложен опыт в чашках Петри на тех же безазотистых агаризованных средах. Через 30 дней были учтены морфологические особенности клеток в центре и в краевой зоне чашек. По характеру роста на твердых безазотистых средах исследованные штаммы *S. linckia* f. *muscorum* также отличались друг от друга, что видно из следующих описаний.

Штамм 1. Рост хороший, нити стелются по агару, в центре чашек они образуют сплошной налет темно-зеленого цвета, по краям иногда небольшие завитки зеленого цвета.

Штамм 2. На всех средах колонии сливаются в сплошной слизистый налет с маслянистым оттенком оливково-зеленой окраски; центр и края налета не различаются.

ТАБЛИЦА 4

Размеры клеток штаммов *Stratonostoc linckia* f. *muscorum* (в μ) в разных жидких средах (возраст культуры 15 и 30 дней)

№№ штаммов	Вегетативные клетки		Гетероцисты	Споры	
	длина	ширина		длина	ширина
Через 15 дней					
На среде М					
1	5.30±0.16	3.59±0.12	5.62	—	—
2	5.30±0.19	6.24±0.06	6.71	—	—
5	3.60±0.15	4.06±0.01	4.99	—	—
На среде Cameron a. Fuller					
1	3.25±0.13	3.18±0.03	3.74	—	—
2	5.93±0.06	5.65±0.16	7.18	—	—
5	4.37±0.19	3.74±0.12	5.00	—	—
Через 30 дней					
На среде М					
1	4.80±0.15	5.80±0.09	4.63	—	—
2	5.55±0.12	6.39±0.03	6.42	—	—
5	3.96±0.09	4.68±0.09	5.05	6.24±0.16	6.17±0.06
На среде Cameron a. Fuller					
1	3.40±0.22	3.28±0.04	4.17	5.68±0.15	6.05±0.18
2	5.80±0.12	5.74±0.03	6.75	7.77±0.22	5.86±0.12
5	4.49±0.16	4.06±0.09	4.49	5.55±0.19	5.68±0.16

Штамм 5. Рост в форме зернистого налета, в центре чашек темно-зеленого, почти черного цвета, по краям налет зеленый, блестящий.

Наибольшей скоростью роста обладает штамм 5, хуже растет штамм 2. Имеются существенные, по-видимому, возрастные различия между штаммами в расположении трихомов, в форме и величине вегетативных клеток, расположенных в центре и с краю колоний у одного и того же штамма (табл. 5).

Исключение составляет штамм 2, у которого вегетативные клетки в центре и по краям колоний не отличаются.

Чтобы выяснить характер и границы изменчивости систематических признаков в пределах одного штамма на генотипически однородном материале в условиях культуры на одной среде мы выделили клональные культуры у штаммов 1, 2 и 8. Для выделения клональных культур мы воспользовались микропипеткой Голлербаха (Еленкин, 1936).

Как справедливо указывал М. М. Голлербах (1941 : 165), «... изучение водорослей в клональных культурах имеет большое значение для систематики, для выяснения

ТАБЛИЦА 5

Размеры вегетативных клеток штаммов *Stratonostoc linckia* f. *muscorum* (в μ) на твердой среде в центре и по краям колоний (возраст культуры 30 дней)

№№ штаммов	Среда М				Среда Cameron a. Fuller			
	центр		край		центр		край	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
1	5.2±0.2	5.6±0.2	5.0±0.2	3.7±0.1	5.1±0.2	4.9±0.1	3.6±0.1	3.5±0.03
2	6.2±0.1	6.0±0.1	5.8±0.1	6.1±0.1	6.0±0.1	5.1±0.1	5.0±0.2	6.3±0.1
5	5.7±0.1	4.5±0.1	3.4±0.03	3.3	4.7±0.2	3.6±0.03	3.4±0.1	3.3

морфологического богатства, свойственного данному виду, той «нормы реакции» его на внешние условия, которую нельзя установить прямым наблюдением в природе».

Было выделено по 10 клонов у штамма 2 и 8, и 5 клонов у штамма 1. При изучении морфологических особенностей отдельных клонов обнаружено, во-первых, что характеристика клонов подтверждает характеристику штамма; во-вторых, выявлено наличие более мелких относительно константных групп внутри штамма.

Данные по клональным культурам еще раз подтверждают, что исследованный нами вид синезеленых водорослей *Stratonostoc linckia* f. *muscorum* является поливалентным, заключающим внутри себя множество мелких константных единиц.

Менее пластичным оказался другой вид синезеленых водорослей — *Tolypothrix tenuis*, штаммы которого, выделенные в трех географических точках Советского Союза, крайне удаленных одна от другой, не различались между собой по морфологии клеток; наблюдалась только некоторая морфологическая изменчивость их в зависимости от состава питательной среды и от возраста культуры (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Размеры вегетативных клеток у штаммов *Tolypothrix tenuis* на среде М (в μ)

№№ штаммов	Длина клеток	Ширина клеток
Через 15 дней		
1	4.18±0.12	6.33±0.03
2	4.90±0.22	6.27±0.30
3	4.99±0.12	6.52±0.16
Через 30 дней		
1	5.86±0.16	6.58±0.06
2	5.37±0.12	6.68±0.03
3	5.37±0.16	6.74±0.09

Выводы

1. Использование культурального метода для изучения синезеленых водорослей дает возможность более детально изучить как макроморфологические признаки — строение колоний, расположение нитей, характер роста на твердых и жидких средах, пигментацию, — так и микроморфологические — размеры вегетативных клеток, спор и гетероцист.

2. В пределах одного вида — *Stratonostoc linckia* f. *muscorum* — выявлено наличие географических рас, различающихся морфологически, а также и физиологически (по интенсивности накопления биомассы и усвоения молекулярного азота).

3. Выявлено наличие более мелких относительно константных морфологических групп в пределах штамма, поэтому для познания вида во всем его многообразии, для изучения внутривидовых единиц необходимо выделение генетически чистых линий — клонов.

4. Другой вид синезеленых водорослей — *Tolypothrix tenuis* — является менее пластичным. Различия между штаммами этого вида варьируют в незначительных пределах.

Л и т е р а т у р а

Голлербах М. М. (1941). О понятиях «тип» и «изменчивость» в систематике водорослей. (Критический разбор воззрений Чурда). Сов. бот., 3. — Голлербах М. М., Л. С. Подгорная, Н. Н. Стрельникова. (1961). Основные вопросы систематики протококковых водорослей как объектов массовой культуры. Всес. совещ. по культ. одноклет. водорослей (6—11 марта 1961 г.). Тез. докл. Л. — Горюнова С. В., Н. С. Одоевская, В. К. Орлеанский, Г. Н. Ржанова, М. А. Пушева. (1965). Синезеленые водоросли-азотфиксаторы и их практическое использование. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Еленкин А. А. (1936). Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. — Мохамед Самех Таха. (1963). Изучение физиологии синезеленых водорослей в связи с азотфиксацией. Автореферат диссерт., М. — Полянский В. И. (1936). К вопросу о роли генетики в систематике растений. Сов. бот., 2. — Полянский В. И. (1940). К морфологии рода *Calothrix* (Ag.) V. Poljansk. sensu lato. *Calothrix parva* Ercegovič (?) в условиях культуры. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 4. — Полянский В. И. (1948). Экспериментальное изучение изменчивости *Euglena gracilis* Klebs в условиях культуры. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. Герцена, 70. — Третьякова А. Н. (1965). Сравнительное исследование штаммов азотфиксирующих синезеленых водорослей, выделенных из разных почв СССР. Микробиология, 34, 3. — Штина Э. А. (1961). Перспективные для культивирования почвенные водоросли и их распространение в почвах СССР. Всес. совещ. по культ. одноклет. водорослей (6—11 марта 1961 г.). Тез. докл., Л. — Штина Э. А. (1963). Азотфиксация у синезеленых водорослей. Усп. совр. биол., 56, 2 (5). — Cameron R. E. a. W. H. Fuller. (1960). Nitrogen fixation by some algae in Arizona soils. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 24, 5. — Fogg G. E. (1942). Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. I. Nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lem. Journ. Exp. Biol., 19. — Singh R. N. (1961). Role of blue-green algae in nitrogen economy of Indian agriculture. New Delhi.

Кировский
сельскохозяйственный
институт.

(Получено 8 I 1966).

С. Ю. Липшиц

К ПОЗНАНИЮ РОДА *SAUSSUREA*, 2S. J. LIPSCHITZ. A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE GENUS *SAUSSUREA*, 2.

В данной статье приводятся некоторые результаты таксономической ревизии ряда видов рода *Saussurea* DC. Эта ревизия является продолжением работы над составлением монографии рода.

Огромный род *Saussurea*, включающий свыше 500 таксонов и еще большее количество вошедших в ботаническую литературу «имен», характеризуется исключительным разнообразием и пластичностью вегетативных и репродуктивных органов, своеобразием жизненных форм, широким распространением по земному шару, наличием значительного числа гибридов. Особенно богатое видовое разнообразие соссюрей сосредоточено в Гималаях (Индия и Пакистан), Центральной и Восточной Азии (Китай, Япония), хребтах Средней Азии и Сибири (СССР).

Многое говорит о том, что род *Saussurea* по своему генезису является относительно молодым (послетретичным по возрасту?), «пульсирующим», т. е. находящимся в процессе усиленного видообразования и расселения.

В работе над монографией *Saussurea* первой и наиболее сложной задачей является составление научного инвентаря реально существующих таксонов, слагающих род. Представители рода описывались многими ботаниками разных стран. Поэтому типовой (оригинальный) гербарный материал рассеян по различным травоядным мирам. Собрать его сразу воедино и сделать доступным для монографического изучения не представляется возможным в силу многих обстоятельств. Главнейшее из них — очень большое количество видов и разновидностей, слагающих род.

Между тем уже а priori ясно, что принимаемое ныне число таксонов в роде завышено и требует ревизии. Сокращение научного инвентаря рода *Saussurea* за счет излишних описанных таксонов и, наоборот, выявление некоторых новых возможно лишь путем охвата максимального количества гербарного материала, в первую очередь типового. Наблюдения в природе, за исключением таксонов, произрастающих в СССР, остались, к сожалению, почти недоступными. Как это ни звучит парадоксально, но «закрыть вид» значительно труднее и ответственнее, чем его описать. Особенно это относится к видам, описанным по единичным, неполным образцам, не дающим истинной картины «лица» таксона и его вариативности. А таковых в роде *Saussurea* было опубликовано немало. Необходимо также учитывать, что иногда родство (affinitas) выделенных и опубликованных таксонов авторами указывалось неверно.

Все сказанное выше заставило меня проводить обработку материалов по роду *Saussurea* частями, после ознакомления с типовыми (и другими) образцами. По мере «очищения» научного инвентаря рода *Saussurea* от излишних выделенных систематических единиц считаю полезным публиковать полученные мною результаты.

Для удобства в дальнейшем тексте изложение дается в алфавитном порядке изученных таксонов. Условные буквенные обозначения указывают место хранения оригиналов таксонов; они приводятся в соответствии с общепринятыми в работах по систематике растений сокращениями полного названия Гербария, опубликованными в известном справочнике «Index herbariorum». Восклицательный знак (!), поставленный после условного обозначения гербария, в котором хранится оригинальный материал по данному таксону, означает, что последний был мною изучен.

В этом сообщении приведены описания двух новых видов соссюрей из Китая (*S. botschantzevii* и *S. chinensis*), а также нескольких новых разновидностей. 12 видов на основании изучения оригиналов переводятся в синонимы к ранее опубликованным таксонам (эти виды отмечены звездочками).

Saussurea botschantzevii Lipsch.

Среди неопределенных сборов Н. М. Пржевальского и В. Ф. Ладыгина имеются образцы *Saussurea*, несомненно генетически близкой к *S. katochaete* Maxim., но с первого взгляда резко отличные от нее по ряду признаков. Это, вне сомнения, хороший новый вид. Привожу его описание.

Saussurea botschantzevii Lipsch. sp. n. — Planta acaulis. Radix descendens. Folia rosulata expansa calathidia numerosa fulcentia et vulgo superantia, coriacea, ovata vel elliptica, (1.5) 2.5—6 (8) cm longa et (1.5) 2—3.5 (4) cm lata, apice nunc obtusata, nunc acuminata, margine inconspicue mucronulato-denticulata, supra viridia, asperula, subtus niveo-tomentosa demum denudata, nervis vix prominentibus, petiolata, petiolis anguste alatis laminis brevioribus vel interdum subaequilongis. Calathidia numerosa (ca. 20), sessilia vel subsessilia in centro foliorum rosulae agglomerata, ovoidea, nunc minora ca. 2 cm alta et 1.2 cm in diam., nunc majora ca. 2.5—3 cm alta et 1.5 cm in diam. Involucris phylla imbricata numerosa coriacea lucida in sicco vulgo plus minusve recurvata, arachnoidea vel demum denudata, valde uninervia, exteriora interioribus breviora vel interdum subaequilonga, omnia apice attenuata, acuminata, acumine subaculeoliformi.

Flores numerosi; corolla lilacina (?), tubi pars inferna angusta ca. 10—12 mm longa, superna campanulata ca. 3 mm longa lobis linearibus 4—5 mm longis. Antherae lividae in sicco nitidulae, 5—7 mm longae appendicibus fasciculatis albavillosis ca. 2—3 mm longis instructae. Pappus biseriatus, setis exterioribus brevibus, reflexis (?) achenio appressis (?), setis interioribus rectis longioribus plumosis. Achenia immatura vix rugulosa (an semper?) glandulis nitentibus instructa. Receptaculum dense paleaceum, paleis brevibus (?).

Observatio. Receptaculum, achenia et pappus ab insectis valde comesti sunt quare structura eorum obscura est.

Typus: «Zaidam, Tibet borealis (sine indicatione loci natalis), 1884, № 345, N. M. Przewalski» (LE!).

Specimina examinata: «Кам (Тибет), бассейн Ян-Цзы-Цзян (р. Голубой), урочище Нгу-Чю, 25 VII 1900, n° 389, В. Ф. Ладыгин» (LE!). Folia ovata minora subtus densius tomentosa; involucris phylla magis arachnoidea.

Affinitas. *S. katochaete* Maxim. affinis sed ab ea calathidiis numerosis, foliis inconspicue mucronulato-denticulatis, involucris phyllis apice subaculeoliformibus primo aspectu differt.

Species viro amicissimo V. Botschantzev dedicata est.

Бесстебельное. Корень нисходящий. Розеточные листья распростерты, подпирают многочисленные корзинки и обычно их превышают, кожистые, яйцевидные или эллиптические, (1.5) 2.5—6 (8) см длины и (1.5) 2—3.5 (4) см ширины, на верхушке то туповатые, то заостренные, по краю неясно мелкозубчатые, зубчики с коротким острым концом; сверху зеленые, слегка шероховатые, снизу белоснежно-войлочные, опушение позже стирающееся, жилки слабо выступающие, пластинки с черешками, черешки узкокрылатые, короче пластинок или иногда почти равные им. Корзинки многочисленные (до 20), сидячие или почти сидячие, скученные в центре листьев розетки, яйцевидные, то более мелкие, около 2 см высоты и 1.2 см в диаметре, то крупнее, около 2.5—3 см высоты и 1.5 см в диаметре. Листочки обертки черешчатые, кожистые, светлые, в сухом виде обычно более или менее отогнутые вниз, паутинисто опушенные или позднее обнаженные, с одной ясной жилкой; наружные короче внутренних или иногда почти равны им, все на верхушке оттянутые, острые, острие почти в виде шпика. Цветки многочисленные; венчик лиловый (?), нижняя часть трубки узкая, около 10—12 мм длины, верхняя часть ее колокольчатая, около 3 мм длины; доли отгиба линейные, 4—5 мм длины. Тычинки серо-фиолетовые, в сухом виде слегка блестящие, 5—7 мм длины, придатки их беловолосистые, расположенные пучками, около 2—3 мм длины. Хохолок двурядный; щетинки наружного ряда короткие, отвернутые (?), прижатые к семянке (?); щетинки внутреннего ряда прямые, более длинные, перистые. Незрелая семянка слегка морщинистая (всегда ли?), снабженная блестящими железками. Цветоложе густопленчатое, пленки короткие (?).

Примечание. Цветоложе, семянки и хохолок сильно повреждены насекомыми, что затрудняет их описание.

Тип: «Цайдам, Северный Тибет» (без указания точного местонахождения), 1884, № 345, Н. М. Пржевальский (LE!).

Родство. Близка к *S. katochaete* Maxim., но с первого взгляда отличается многочисленными корзинками, листьями, по краю неясно мелкозубчатыми, листочками обертки на верхушке с острием в виде шпика.

Saussurea chapmannii C. E. C. Fisch.*

Фишер в 1938 г. описал новый вид *S. chapmannii* C. E. C. Fisch.

Тип: «Tibet, near Gantsa, the Chumbi Valley, 3700 m, № 262, 266, F. Spencer Chapman» (K!).

Изучение оригиналов вида выяснило, что этот таксон, сравниваемый автором с *S. kunthiana* Clarke (= *S. leontodonoides* [DC.] Hand.-Mazz.), описан излишне и представляет типичную *S. nepalensis* Spreng. Последняя в работах английских ботаников неправильно именуется *S. eriostemon* Wall.*, что явствует из приводимого свода синонимии:

Saussurea nepalensis Spreng. 1826, Syst. vegetab. 3 : 380. — *Aplotaxis nepalensis* DC. 1837, Prodr. 6 : 539; ejusd. 1839, in Delessert Icon. select. plant. 4 : 30, tab. LXVII. — *Saussurea eriostemon* Wall. 1831, A numer. list («Catalogue»): 100, № 2912, nomen nudum; Clarke 1876, Comp. Ind. : 229, descriptio (excl. β . *oldhamii*); Hook. f. 1881, Fl. Brit. India 3 : 370. — *S. chapmannii* C. E. C. Fisch. 1938, Kew Bull. 7 : 287.

Описанную Клерком *S. eriostemon* β . *oldhamii* из пределов «Khasi», в связи с указанным выше, приходится присоединить в качестве разновидности к *S. nepalensis* и предложить новую комбинацию: *Saussurea nepalensis* Spreng. var. *oldhamii* (Clarke) Lipsch. comb. n. — *S. eriostemon* Wall. β . *oldhamii* Clarke, 1876, Comp. Ind. : 229.

Тип: «Khasia, № 7, Dr. Oldham» (CA!).

Систематическое положение var. *oldhamii* мне отстает неясным. По облику — это типичная *S. nepalensis*, но у последней листья с обеих сторон голые, а у var. *oldhamii* снизу паутинистые, почти войлочные. Возможно, что это гибрид с одним из многочисленных видов, группирующихся вокруг *S. taraxacifolia* Wall. ex DC.

Saussurea chapmannii C. E. C. Fisch. (1938) est vera *S. nepalensis* Spreng. (1826), quae a botanistis Britanniae *S. eriostemon* Wall. ex Clarke (1876) per erroneum nominata est.

Saussurea chinensis (Maxim.) Lipsch.¹

Выделенную К. И. Максимовичем разновидность (var. *chinensis*) *S. salicifolia* я принимаю за особый, хороший вид.

Saussurea chinensis (Maxim.) Lipsch. sp. n. — *S. salicifolia* DC. var. *chinensis* Maxim. 1879, Bull. Soc. Natur. Moscou 54, 1 : 28. — *S. alpina* (L.) DC. var. *leucophylla* Hance, 1878, Journ. Bot. London 7 : 109. — *S. denticulata* var. *chinensis* Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 68. — *S. salicifolia* auct. fl. Chin., non DC.: Hemsl. 1888, Journ. Linn. Soc. Bot. 23 : 467, p. p.; Ling, 1935, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 3, 4 : 159, p. p. — *S. denticulata* auct. fl. Chin., non Ledeb.: Hand.-Mazz. 1936, Oester. Bot. Zeitschr. 85, 3 : 223; ejusd. 1937, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 13 : 645; ejusd. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 314.

Saussureae salicifoliae (L.) DC. affinis, a qua foliorum margine crebre denticulato, denticulis mucronulatis, lamina in parte media dilatata apice abrupte attenuata et curvata, calathidiis parvis dense corymbosis distinctissima. A *Saussurea merinoi* Lévl. (1915, Bull. Géogr. Bot. Mans 25 : 19; Липшиц, 1965, Нов. систем. высш. раст. 1965 : 262) foliis subtus dense albo-tomentosis apice valde attenuatis, basi angustioribus sat differt.

Т у р у s: «China, Siao-Wu-Tai-Shan 250 stad. a Pekin ad W., 1876, Hancock» (LE!).

Родственна *S. salicifolia* (L.) DC., от которой весьма отлична: частым мелкозубчатым (зубчики с остриями) краем листьев, формой пластинки (в средней части расширенной, на верхушке внезапно оттянутой и изогнутой), мелкими корзинками, собранными в густые щитки. От *S. merinoi* Lévl. (1915) отличается листьями, на нижней поверхности густо беловолючными, на верхушке сильнее оттянутыми, в основании более узкими.

Saussurea cinerea Franch.

Полученный из Парижа тип этого вида позволил констатировать, что выделенный мною позднее вид *S. pusilla* Lipsch.* попадает к нему в синонимы.

Т у р у s: «Kar Yagdé sur le Keriá Daria, alt. 3910 m, 12 VIII 1892, Mission Duteuil de Rhins» (P!).

Тип *S. pusilla* Lipsch.: «Кашгария, Куэнь-Лунь, р. Арналык, перевал Кызыл-Даван, 3200 м, 9 VII 1941, № 23, В. И. Серпухов» (LE!).

Saussurea cinerea Franch. 1897, Bull. Mus. Hist. Natur. Paris 3 : 324. — *S. pusilla* Lipsch. 1955, Bot. mat. Герб. Бот. инст. АН СССР 17 : 439.

Ad descriptionem cl. Franchet adde: Calathidia plerumque bina. Involucri phylla omnia lanuginosa. Flores nunc albi, nunc rosei. Achenia (immatura) glandulis nitidulis instructa. Pappus biseriatus setis exterioribus brevissimis, caducis.

К описанию вида, сделанному Франше, добавить: корзинки преимущественно парные. Все листочки обертки шерстистые. Цветки то белые, то розовые. Семянки (незрелые), снабженные слегка блестящими железками. Хохолок двурядный, наружные щетинки его весьма короткие, рано опадающие.

Исследованные образцы: «Кашгария, Куэнь-Лунь, северный склон Тохта-Хон, 3500 м, 20 VII 1889, В. И. Роборовский» (LE!).

Saussurea pusilla Lipsch. (1955) est vera *S. cinerea* Franch. (1897), e typis.

Saussurea decurrens Hemsl.*

(annis 1888 et 1892 descripta)

Под одним и тем же видовым эпитетом «decurrens» Гемсли (Hemsley) описал два разных растения, относящихся к роду *Saussurea*. *Saussurea decurrens* Hemsl. 1888 — вид, близкий к *S. albescens* (DC.) Hook. f. et Thoms. ex Clarke. От последнего он хорошо отличается одноцветными листьями с весьма скудными щетинками, более многочисленными корзинками, которые крупнее в размерах. Хотя ранее К. Ю. Винклер употребил название *S. decurrens* C. Winkl. (ср. Catalogus semip. Horti Bot. Petropol. 1882 : 16; о. с. 1883 : 16), но оно представляет nomen nudum и не должно приниматься во внимание. Однако, как выяснилось из изучения оригинального материала, *S. decurrens* Hemsl. (1888) является видом неправомочным, так как до Гемсли растение уже было описано под именем *S. chenopodiifolia* Klatt (1878). Таким образом, *S. decurrens* Hemsl. (1888) попадает в синонимы к последней.

Saussurea (Aplotaxis) chenopodiifolia Klatt, 1878, Sitzungsber. math.-physik. Classe Akad. Wissensch. München 1 : 92; ejusd., 1880, Nova Acta Acad. Leopold.-Carol. Natur. Curios. 41, 2, № 6 : 403, tab. XXXVII, fig. 5. — *S. decurrens* Hemsl., 1888, Hook. Icon. Plant. 18 : tab. 1735, non Hemsl. 1892.

Isotypus *S. chenopodiifoliae* Klatt: «Tibet, Provinz Hazóra. Táshing und Umgebungen, Abhänge am rechten Ufer des Hazóra-Thales, 9500'—10 200', 16—24 IX 1856, № 6847, Schlagintweit» (LE!).

Isotypus *S. decurrens* Hemsl.: «Dashhin 7500'; Cilgit Expedition, Dr. Giles» (LE!).

Второе растение, опубликованное Гемсли под тем же названием и сравниваемое им с *S. sachalinensis* F. Schmidt, происходит из Китая (пров. Хубей — Hupeh). Как поздний омоним оно требует переименования:

¹ *Saussurea (Aplotaxis) chinensis* Sch. Bip., 1852, Flora 35 : 48, saltem nomen ab-sque descriptione.

Saussurea hemsleyi Lipsch. nomen n. — *S. decurrens* Hemsl. 1892, Journ. Linn. Soc. Bot., 29 : 310, non Hemsl. 1888; Diels, 1901, Bot. Jahrb. Syst. 29 : 624. — *S. parviflora* (Poir.) DC. var. *atriplicifolia* auct.: Hand.-Mazz., 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 317, non *S. serrata* a. *atriplicifolia* (Fisch.) Herd. 1868, Bull. Soc. Nat. Moscou 41, 3 : 19 (e typo!); Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 73.

Isotypus: «Hupeh, Fang, Dr. A. Henry, № 6775» (LE!).

Cl. Hemsley annis 1888 et 1892 sub nomine «*Saussurea decurrens*» duas diversas plantas descripsit. *S. decurrens* Hemsl. (1888) est vera *S. chenopodiifolia* Klatt (1878). *S. decurrens* Hemsl. (1892) species propria est qua de causa speciei huic a me nomen novum *Saussurea hemsleyi* datur.

Saussurea katochaete Maxim.

S. katochaete Maxim. была описана по единственному образцу, примешанному к собранным Н. М. Пржевальским экземплярам *S. hieracioides* Hook. f.

Typus: «Kansu occidentali, in pratis alpinis secus fl. Tetung, 1880, N. M. Przewalski» (LE!).

К. И. Максимович, выделяя новый вид по незначительному материалу, имевшему в его распоряжении, отмечает, что он решился на это из-за своеобразного строения хохолка у данного таксона. Щетинки наружного ряда хохолка у этого вида отогнутые наружу и прижатые к гладкой семянке. Этим объясняется видовой эпитет таксона. Признак этот хорошо выдержан на многих позднее собранных образцах данного вида. Впоследствии, к моменту созревания семян, наружный ряд щетинок хохолка, как почти у всех других видов *Saussurea*, становится ломким и слабее выраженным. Облик растения весьма характерен. Листья жесткие, снизу беловолючные, с ясной выраженной средней жилкой и достаточно заметными боковыми; все по краю густо пальчато-мелкозубчатые, зубчики оканчиваются остриями, нередко более или менее изогнутыми. Все изученные (многочисленные) образцы всегда однокорзинчатые. Листочки обертки обычно по краю опоясаны черной каймой, на верхушке они то туповатые, то заостренные (особенно внутренние, вдвое превышающие наружные).

Следует отметить, что К. И. Максимович отнес *S. katochaete* к секции *Caulescentes* Hook. f. Он несомненно проявил при этом блестящую интуицию систематика, ибо последующие сборы показали, что наряду с бесстебельными, наиболее часто встречающимися формами, попадаются популяции с ясно выраженными стеблями (см. ниже).

В 1924 г. Гандель-Маццетти (Handel-Mazzetti) выделил новый вид — *S. katochaetoides* Hand.-Mazz.*

Т у р у s: «Prov. Setschwan austro-occidentalis, in montibus Gonschiga, ca. 4700—4730 m, 6 VIII 1915, № 7479, H. Handel-Mazzetti» (W!).

Исследование типа этого вида привело меня к заключению об идентичности *S. katochaetoides* Hand.-Mazz. с *S. katochaete* Maxim.

Еще позднее (в 1929 г.) была описана *S. rohmoana* Marquand et Shaw*, которую Гандель-Маццетти свел в синонимы к своей *S. katochaetoides* Hand.-Mazz.

Т у р у s *S. rohmoanae* Marquand et Shaw: «S. E. Tibet, Atso-Tso, 4200—4500 m, 26 VIII 1924, № 6137, F. Kingdon Ward» (K!).

Этот вид авторами неправильно сравнивался с *S. atkinsonii* Clarke. *S. rohmoana* Marquand et Shaw, по моим исследованиям, полностью совпадает с *S. katochaete* Maxim. Наконец, в синонимы к последней отношу и выделенную в 1938 г. *S. anochaete* Hand.-Mazz.*

Т у р у s: «Sikang, between Taining (Ngata) and Maoni (Ndröme), Zungkong La, 4200—4400 m, 29 IX 1934, № 12688, H. Smith» (W!).

Отсутствие у *S. anochaete* Hand.-Mazz. наружного ряда отогнутых щетинок хохолка, прижатых к семянке, видимо, объясняется поздним временем сбора образцов (период обсеменения растений). Вероятно, ломкие щетинки уже опали.

Таким образом, вместо 4 видов я принимаю реально существующим лишь один, что явствует из приводимого свода синонимии:

Saussurea katochaete Maxim. 1881, Bull. Acad. Sc. Pétersb. 27 : 491; Ling, 1935, Contrib. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 3, 4 : 155; Walker, 1941, Contrib. U. S. Nat. Herb. 28, 4 : 673. — *S. katochaetoides* Hand.-Mazz. 1924, Sitzungsanz. Akad. Wiss. Wien 61 : 204; ejusd. 1936, Symb. Sin. 7, 4 : 1156. — *S. rohmoana* Marquand et Shaw, 1929, Journ. Linn. Soc. Bot. 48 : 192; Hand.-Mazz. 1936, op. cit.: 1156, pro syn. — *S. anochaete* Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 322.

Даю описание новой разновидности, имеющей стебель.

Saussurea katochaete Maxim. var. *caulescens* Lipsch., var. nova.

Caulis evolutus, ca. 17 cm altus, foliosus. Folia basalia longipetiolata, petiolo alato; caulina ca. 3, brevipetiolata.

Т у р у s: «Southwestern Szechuan, Mount Konka, Risonquemba, Konkaling, 3960—5335 m, VI—VIII 1928, № 16873, J. F. Rock» (LE!).

Стебель развитый, до 17 см высотой, облиственный. Базальные листья длинно-черешковые, черешок крылатый; стеблевые в числе около 3, короткочерешковые.

Т и п: «Юго-западный Сычуань, гора Конка, № 16873, И. Ф. Рок» (LE!).

S. katochaete Maxim. (1881) speciebus *S. katochaetoides* Hand.-Mazz. (1924). *S. rohmoana* Marquand et Shaw (1929), *S. anochaete* Hand.-Mazz. (1938) identica est, e typis.

Saussurea kokonorensis Ling*

Saussurea kokonorensis Ling, 1949, Contrib. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 90.
Т у р у с: «Kokonor. Mungyuanghsien, sommet de la montagne, lieux herbeux et bruyères, alt. 2450 m, 6 IX 1936, № 7001, K. M. Liou» (PE). Paratypus: «Kokonor, Mataokow, Pankuszu, alt. 2400 m, 26 VIII 1936, № 6842, K. M. Liou» (PE!).
Сравнение типа *S. kokonorensis* Ling с *S. subuliquama* Hand.-Mazz. [1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 326, fig. 8] показало их полное тождество.
Типус *S. subuliquamae* Hand.-Mazz.: «Sze-chuan bor. Huang-Chen-Kuan, 3400—3500 m, 19 VIII 1922, № 4199, H. Smith» (W!).
S. kokonorensis Ling (1949) est vera *S. subuliquama* Hand.-Mazz. (1938), e typis.

Saussurea lancifolia Hand.-Mazz.*

S. lancifolia Hand.-Mazz., опубликованная в 1938 г., автором правильно сблизается с *S. minuta* C. Winkl. (1894). Однако сравнение типов обоих видов показало их полную идентичность. *S. minuta* C. Winkl. была описана по недостаточному материалу (2 экземпляра).
Типус *S. lancifoliae* Hand.-Mazz.: «Sikang, distr. Taofu (Dawo), Taining (Ngata), montes orientales, Zukong La, c. 4700 m, 7 IX 1934, № 11951, H. Smith» (W!).
Типус *S. minuta* C. Winkl.: «China occidentalis, Kansu „Северотунгунский хребет“, 3 (15) VIII 1880, N. M. Przewalski» (LE!).
Saussurea minuta C. Winkl. 1894, Acta Horti Petropol. 13, 2 : 243. — *S. lancifolia* Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 338, fig. 7-a.
S. lancifolia Hand.-Mazz. (1938) *S. minutae* C. Winkl. (1894) identica est, e typis.

Saussurea pallidiceps Hand.-Mazz.*

В 1936 г. по образцам, собранным в бутонах, Гандель-Маццети описал новый вид — *S. pallidiceps* Hand.-Mazz. По листьям автором этот вид сравнивается с *S. deltoidea* (DC.) Clarke.
Типус: «Yunnan bor-occid., in regionis subtropicae faucium fluvii Djinscha-djiang („Yangtse“) ad septentriones urbis Lidjiang („Likiang“) dumetis siccis ad affluentem pr. vic. Bolo, 27° 46', 2200 m s. m., 10 VIII 1915, № 7578, H. Handel-Mazzetti» (W!).
Как показало сравнение типа *S. pallidiceps* Hand.-Mazz. с оригиналом *S. eriocephala* Franch., они вполне идентичны.
Типус *S. eriocephalae* Franch.: «Yunnan, sur les pentes rocailleuses de Long-Teou-Chan, au-dessus de Hee-Gni-Tang, № 4720, R. P. Delavay» (Pl).
Тип представлен верхней частью растения.
Saussurea eriocephala Franch., 1894, Journ. Bot. Paris 8, 20 : 339. — *S. pallidiceps* Hand.-Mazz. 1936, Symb. Syn. 7, 4 : 1146. tab. 19, fig. 4, 5.
S. eriocephala Franch. близка и может быть спутана с другим видом — *Saussurea dzeurensis* Franch. 1894, Journ. Bot. Paris 8, 20 : 339; Ling, 1935, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 3, 4 : 160; ejusd. 1949, op. cit. 6, 2 : 86.
Т у р у с: «Sutchuen oriental, dans les éboulis de rochers à Tongolo (montagne Dzeura) VIII 1891, № 158, R. P. Soulié» (Pl).
Contra opinionem cl. Franchet pappus biseriatus est, sed setis exterioribus brevioribus, caducis.
Вопреки указанию Франше, хохолок — двурядный, но с наружными щетинками более короткими и ломкими.
Привожу ключ отличия этих близких видов.
1. Корзинки крупные (около 20 мм высоты и 15—17 мм в диаметре), по одиночке или в числе двух сидячие на верхушке удлиненных толстых ветвей, собранных в широкое и рыхлое общее метельчатое соцветие. Самые верхние листья обычно яйцевидные. Внутренние листочки обертки оканчиваются на верхушке затвердевшим острием *S. eriocephala* Franch.
— Корзинки более мелкие (около 12 мм высоты и 6—7 мм в диаметре), собранные на коротких тонких цветоносах в густые щитки, сложенные в общее метельчатое соцветие. Самые верхние листья обычно ланцетные. Внутренние листочки обертки на верхушке без затвердевшего острия *S. dzeurensis* Franch.
S. pallidiceps Hand.-Mazz. (1936), quam e speciminibus juvenilibus descripta, est vera *S. eriocephala* Franch., e typis.

Saussurea rufostriatella Ling*

Saussurea rufostriatella, Ling, 1935, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 3, 4 : 168, pl. XXXI; ejusd. 1949, op. cit., 6, 2 : 75.
Т у р у с: «Shensi, Chungnanshan, alt. 1100—1700 m, № 2057, Wang» (PE).
П а р а т у р у с: «Shensi, Chowchih-hsien, alt. 700 m, 24 IX 1933, № 3723, H. W. Kung» (PE!).
Автор сравнивает свой вид с *S. dutaillyana* Franch.
На основании исследования оригиналов *S. rufostriatella* Ling и сравнения с типом давно описанной *S. sutchuenensis* Franch. я объединяю их в один вид под последним, приоритетным, названием.

Saussurea sutchuenensis Franch. 1894, Journ. Bot. Paris 8, 21—22 : 353; Pampan. 1911, Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s., 18 : 95.

Т у р у с: «Su-tchuen oriental, montagnes de Tchen-kéou-tin, R. P. Farges» (Pl). Франше видел лишь верхнюю часть растения. Дополнительное описание крупных нижних листьев дано Пампанини.

Лин (Ling) выделил у *S. rufostriatella* var. *macrocephala*. Мне эта разновидность известна по фотографии, сделанной с типа. В связи с объединением обоих видов в один приходится для разновидности привести новую комбинацию: *Saussurea sutchuenensis* Franch. var. *macrocephala* (Ling) Lipsch. comb. n. — *S. rufostriatella* Ling var. *macrocephala* Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 75.

Т у р у с: «Honan, Lushihhsien, Laochungshan, alt. 1450 m, 14 VIII 1935, № 5118, M. Liou» (PE; photo LE!).

S. rufostriatella Ling (1935) est vera *S. sutchuenensis* Franch. (1894), e typis.

Saussurea sikangensis Chen*

Saussurea sikangensis Chen, 1938, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 8, 3 : 122; Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 89.

Т у р у с: «Sikang, Tai-Pao-Shan mountain, alt. 3280—3360 m, 8 VIII 1934, № 1159, C. S. Liou» (PE!).

Сравнение типа *S. sikangensis* Chen с типом *S. bodinieri* Lévl. 1915, Bull. Géogr. Bot. Mans 25 : 19 (сводку синонимии этого вида см. Лишиц, 1965, Нов. сист. высш. раст., 1965 : 253) показало их полную идентичность.

Приоритетным названием для *S. bodinieri*, вероятно, окажется *Saussurea pachyneura* Franch. 1894, Journ. Bot. Paris 8, 21—22 : 354.

Т у р у с: *S. pachyneurae* Franch.: «Sutchuen oriental, Tongolo, VIII—IX, 1891, № 16 E (?), R. P. Soulié» (Pl). Но так как последняя описана по одному экземпляру, несколько отличному от оригиналов *S. bodinieri* Lévl., я не решаюсь это окончательно принять.

S. sikangensis Chen (1938) est vera *S. bodinieri* Lévl. (1915), e typis. *S. bodinieri* Lévl. ut videtur *S. pachyneurae* Franch. (1894) identica est. Sed *S. pachyneura* ex materia insufficiente descripta est, a *S. bodinieri* Lévl. involucri phyllorum appendicibus minoribus et foliorum dimensione vix differt.

Saussurea woodiana Hemsl.

В 1892 г. Гемсли (Hemsl.) выделил новый вид — *S. woodiana* Hemsl.

Т у р у с: «West Szechuen and Tibetan Frontier, chiefly near Tachienlu, 9000—13500 f., XII 1890, № 452, A. E. Pratt» (K!).

Гемсли для *S. woodiana* приводит однорядный хохолок. На самом деле он двурядный, но наружные щетинки его более мелкие, ломкие, опадающие.

Этот вид сравнивался автором с *S. hieracioides* Hook. f. и *S. villosa* Franch.

В 1894 г. Франше (Franchet) установил *S. nobilis* Franch*.

Т у р у с: «Thibet oriental, Ta-Tsien-Lou (principauté de Kiala), 1893, № 132, 849, R. P. Soulié» (Pl).

Тип *S. nobilis* Franch. происходит из того же географического района, что и *S. woodiana* Hemsl. Оригиналы *S. nobilis* Franch. представлены двумя образцами. Один из них почти бесстебельный (стебель 2 см высоты), второй имеет ясно развитый облиственный стебель, около 17 см высоты.

Сличение типов обоих видов показало их идентичность, вследствие чего вид Франше, как позднее описанный, попадает в синонимы.

Saussurea woodiana Hemsl. 1892, Journ. Linn. Soc. Bot. 29 : 312; Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 340; Ling, 1949, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping 6, 2 : 91. — *S. nobilis* Franch. 1894, Journ. Bot. Paris 8, 21—22 : 354; Hand.-Mazz. op. cit.

S. woodiana Hemsl. sub duplicibus formis occurrit:

1. f. *subacaulis* Lipsch., forma nova.

Caulis nullus vel vix evolutus. Folia breviter et angusta; inferiora 7—9 cm longa et ca. 3—3.5 cm lata.

Бесстебельное или с едва развитым стеблем. Листья короткие и узкие, нижние 7—9 см длины и около 3—3.5 см ширины.

Т у р у с: «Ta-Tsien-Lou, № 132a, R. P. Soulié» (Pl).

2. f. *caulescens* Lipsch., forma nova.

Caulis evolutus, ca. 17 cm altus, foliosus. Folia longiora et latiora; inferiora 21—24 cm longa et ca. (3.5) 4—5 cm lata.

Стебель ясно развитый, около 17 см высоты, облиственный. Листья более длинные и широкое; нижние 21—24 см длины и около (3.5) 4—5 см ширины.

Т у р у с: «Ta-Tsien-Lou, № 132a, R. P. Soulié» (Pl).

Saussurea nobilis Franch. (1894) *S. woodiana* Hemsl. (1892) identica est, e typis.

Л и т е р а т у р а

Л и ш и ц С. Ю. (1964). К познанию рода *Saussurea*, 1. Новости систематики высших растений, 1964 : 314—328.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

О. А. Связева

ГЕОГРАФИЯ РОДА *SPIRAEA* L. В СССР

С 3 рисунками

О. А. SVIAZEVA. THE GEOGRAPHY OF THE GENUS *SPIRAEA* L.
IN THE U. S. S. R.

Род *Spiraea* L., насчитывающий более 90 видов (Соколов и Связева, 1965б), по Леме — около 100 видов (Léme, 1935), по Редеру — более 80 (Rehder, 1949), по Уиллису — 50 (Willis, 1951), по Гроссгейму — 40 (Гроссгейм, 1952), по Энглеру — 100 (Engler, 1964), распространен только в пределах северного полушария. На территории СССР растет 25 видов этого рода.

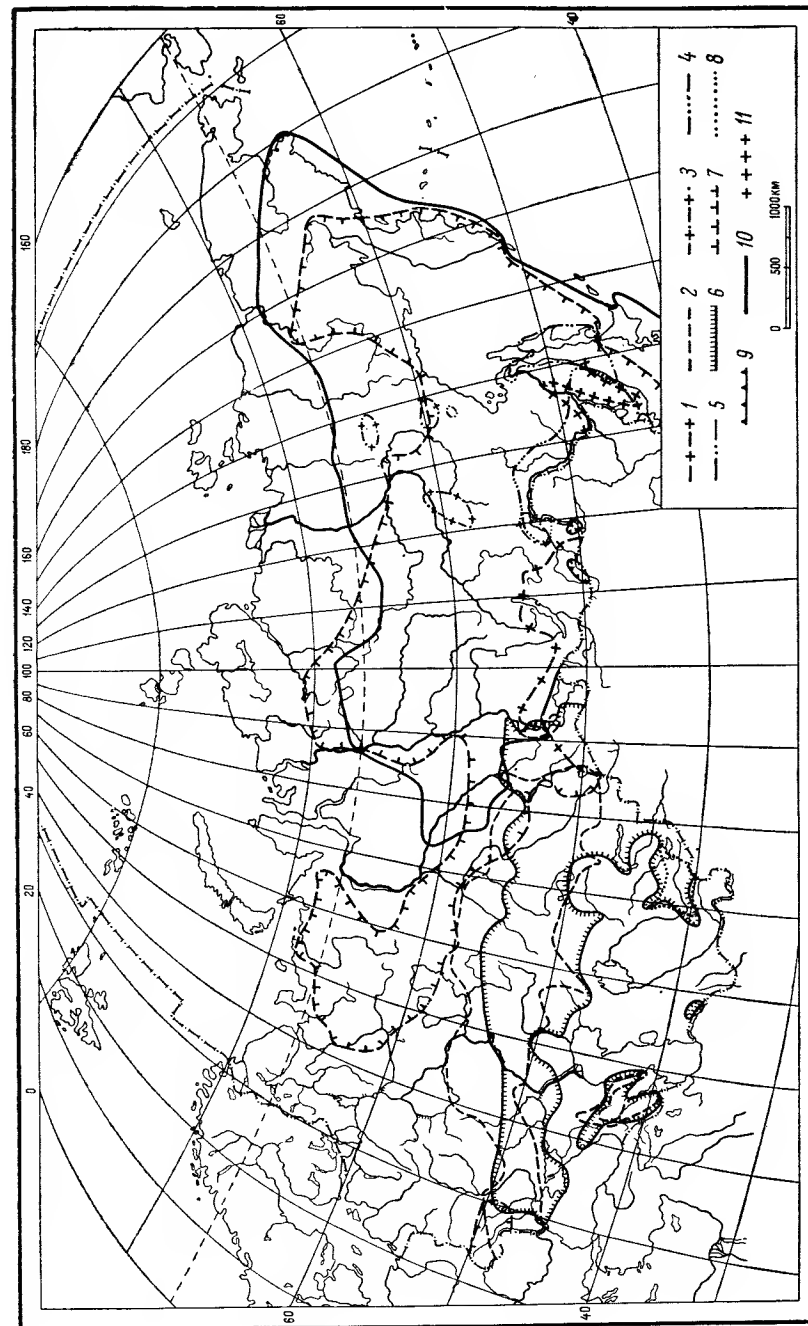
Ареал рода охватывает большую часть территории СССР от Карпат до берегов Тихого океана и от Чукотки до Монголии и Китая и может быть охарактеризован как сплошной ареал с двумя островами — на Кавказе и в Копет-Даге (рис. 1 и 2). В то же время в четырех довольно больших областях *Spiraea* отсутствует, это: 1) западные и средние районы европейской части СССР (от 50 до 70° с. ш. и от 20 до 40° в. д.); 2) север Западно-Сибирской низменности вместе с п-овом Ямал (междуречье Оби и Енисея приблизительно до 62° с. ш.); 3) северная окраина Восточной Сибири (от устья Енисея до Чаунской губы); 4) Памир и Арало-Каспийская низменность (приблизительно от 47° с. ш. до Копет-Дага и от восточных берегов Азовского моря до Балхаша и гор Средней Азии).

Северную границу рода в СССР образуют 3 вида: *Spiraea media* Fr. Schmidt, *S. salicifolia* L. и *S. beauverdiana* Schneid.; *Spiraea media* в европейской части СССР доходит до 68° с. ш., в Средней Сибири — до 70°40' с. ш., *Spiraea salicifolia* в Западной Сибири достигает 61°40' с. ш., по р. Яне — 67°35' с. ш. и по р. Колыме доходит до устья (68°35' с. ш.). Самые северные местонахождения *Spiraea beauverdiana* отмечены на Чукотке — 69°45' с. ш. Граница ареала рода *Spiraea* очень своеобразна. На северо-восток европейской части СССР до р. Сев. Двины вдается ареал *S. media*; на юге европейской части СССР распространены несколько видов (*Spiraea crenata* L., *S. media*, *S. chamaedryfolia* L.), ареалы которых продолжают на территории Западной Европы. Южную границу ареала в европейской части СССР и в Казахстане образует *S. hypericifolia* L., составляющая границу как сплошного распространения рода, так и островного. Южная граница распространения *Spiraea* в этой части СССР колеблется от 50 до 46°30' с. ш. (Ергени, Мугоджары, Улутау), спускаясь по горам Средней Азии до 39° с. ш. (Гиссарский хребет). Южнее *S. hypericifolia*, в горах Средней Азии (до 38° с. ш.), расположен ареал эндемичного вида *S. baldschuanica* B. Fedtsch. Ареал *S. hypericifolia* с Кавказа продолжается в Турцию; в пределах Копет-Дага находится островное местонахождение этого вида. Ареалы видов, растущих на Алтае, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, продолжают в Монголию, северный Китай, п-ов Корею и Японию. На востоке род *Spiraea* доходит до берегов Тихого океана.

На территории СССР растут представители трех секций рода *Spiraea*. Секция *Chamaedryon* Ser. включает 7 рядов и 1 цикл, объединяющие 19 видов *Spiraea*, растущих в СССР (Поляркова, 1939). Ареал этой секции по сравнению с ареалами других секций наиболее широкий: от Карпат до Камчатки с островами на Кавказе и в Копет-Даге. В европейской части СССР, на Кавказе, в Казахстане, Средней Азии и на западе Западно-Сибирской низменности секция *Chamaedryon* является единственной. Ареал секции *Spiraria* Ser. (3 вида) занимает восток Западно-Сибирской низменности, Восточную Сибирь и Дальний Восток; островное местонахождение этой секции находится в Памиро-Алае (*S. baldschuanica*). Ареал секции *Calospira* C. Koch (3 вида) приурочен только к Дальнему Востоку.

Внутри ареала рода *Spiraea* большая часть территории занята одним или двумя видами, максимум же видового разнообразия сосредоточен вдоль южной границы СССР, от Алтая до Дальнего Востока включительно. 7 видов *Spiraea* можно встретить на Алтае, это: *S. hypericifolia*, *S. crenata*, *S. chamaedryfolia*, *S. media*, *S. trilobata* L., *S. flexuosa* Fisch. и *S. alpina* Pall.; 7 видов *Spiraea* растет и в Забайкалье: *S. media*, *S. flexuosa*, *S. alpina*, *S. salicifolia*, *S. sericea* Turcz., *S. aquilegifolia* Pall. и *S. pubescens* Turcz. На Дальнем Востоке наиболее богат видами *Spiraea* Уссурийский район «Флоры СССР», где, помимо *S. media*, *S. salicifolia*, *S. flexuosa*, *S. sericea* и *S. pubescens*, отмечены еще *S. betulifolia* Pall., *S. beauverdiana* и *S. ussuriensis* Pojark. В горах Средней Азии, кроме заходящей сюда с севера *S. hypericifolia*, встречаются еще 5 видов: *S. pilosa* Franch., *S. lasiocarpa* Kar. et Kir., *S. ferganensis* Pojark., *S. baldschuanica* и *S. tianschanica* Pojark., среди которых первые четыре являются эндемиками гор Средней Азии, а *S. tianschanica* заходит в Кульджу.

Ареалы видов спирей, растущих в СССР, тесно связаны с Монголией, Северо-Восточным Китаем, п-овом Корея и Японией, причем с Японией — представители двух секций (*Spiraria* и *Calospira*), ареалы которых наиболее связаны с Дальним Востоком и Сев. Америкой, тогда как ареалы видов секции *Chamaedryon* продолжают в Монголию (из 14 видов этой секции, не являющихся эндемиками, в Монголии растут 7:

Рис. 1. Ареалы видов рода *Spiraea* в СССР.

1 — *S. alpina* Pall.; 2 — *S. crenata* L.; 3 — *S. dahurica* (Rupr.) Maxim.; 4 — *S. elegans* Pojark.; 5 — *S. humilis* Pojark.; 6 — *S. hypericifolia* L.; 7 — *S. media* Fr. Schmidt; 8 — *S. pilosa* Franch.; 9 — *S. pubescens* Turcz.; 10 — *S. salicifolia* L.; 11 — *S. ussuriensis* Pojark.

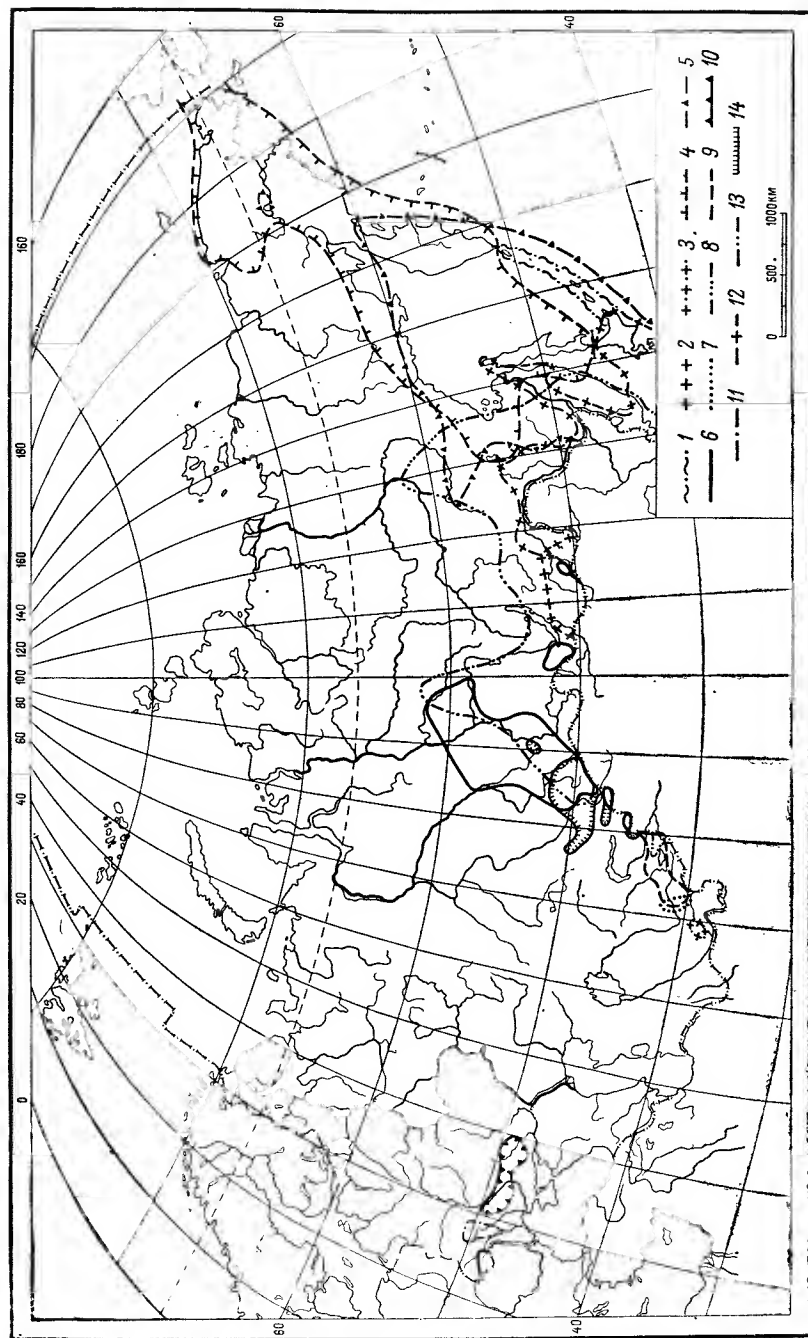


Рис. 2. Ареалы видов рода *Spiraea* в СССР.

1 — *S. acmifolia* Schneid.; 2 — *S. aquilegifolia* Pall.; 3 — *S. baldschuanica* D. Fedtsch.; 4 — *S. beauverdiana* Schneid.; 5 — *S. betulifolia* Pall.; 6 — *S. chamaedryfolia* L.; 7 — *S. ferganensis* Pojark.; 8 — *S. flexuosa* Fisch.; 9 — *S. lasiocarpa* Kar. et Kir.; 10 — *S. litwinowii* Dobroc.; 11 — *S. pikovensis* Bess.; 12 — *S. sericea* Turcz.; 13 — *S. tianschanica* Pojark.; 14 — *S. trilobata* L.

S. alpina, *S. aquilegifolia*, *S. flexuosa*, *S. hypericifolia*, *S. media*, *S. pubescens*, *S. sericea* [Грубов, 1955]). Возможно, что центром возникновения многих видов рода *Spiraea* следует считать Центральную Азию, откуда впоследствии эти виды расселились на территории Сибири и европейской части СССР, причем более мезофильные виды (*S. media*, *S. chamaedryfolia*) распространились в лесной зоне, а более ксерофильные (*S. hypericifolia*) — в степной или остались в горных районах Сибири (*S. alpina*, *S. aquilegifolia* и др.). Во время четвертичного оледенения *S. media*, *S. chamaedryfolia* и, по-видимому, *S. salicifolia* (Browicz, 1963) в европейской части СССР были уничтожены ледником и сохранились в Сибири (Алтай, Саяны) в Европе (Карпаты, север Балканского полуострова) и, может быть, на Урале (*S. media*), в результате чего возникли разрывы в ареалах этих видов.

2 вида (*S. salicifolia* и *S. beauverdiana*), кроме СССР, распространены на Аляске. К. И. Максимович (1879) считал *S. salicifolia* циркумполярным видом, включая в состав его 2 северо-американских вида (*S. alba* Du Roi и *S. latifolia* Borkh.), которые он рассматривал в качестве разновидностей *S. salicifolia*.

Из 25 видов рода *Spiraea*, растущих в СССР, 7 видов эндемичны, из них 4 вида (*S. baldschuanica*, *S. ferganensis*, *S. pilosa*, *S. lasiocarpa*) — среднеазиатские (Тянь-Шань, Памиро-Алай), 1 (*S. humilis* Pojark.) — сахалинский, имеющий ряд местонахождений на Охотском побережье материка. Два других вида (*S. pikovensis* Bess. и *S. litwinowii* Dobroc.) являются эндемиками юга европейской части СССР.

Виды рода *Spiraea* — светолюбивые кустарники, лучше развивающиеся на открытых пространствах, на каменистых склонах гор, на осыпях, по берегам рек, в кустарниковых степях, где они являются порой доминантами и сородичами. В горных массивах спиреи поднимаются от лесного до альпийского пояса (*S. alpina*), при этом одни из них остаются приуроченными к лесам (*S. ferganensis*), другие, кроме лесов, растут и на альпийских лугах (*S. lasiocarpa*, *S. tianschanica*), третьи занимают степные каменистые склоны гор (*S. trilobata*). Большая часть ареала рода *Spiraea* лежит в лесной области европейской, сибирской и дальне-восточной частях СССР, где виды *Spiraea* растут не только на открытых, каменистых склонах, но и входят в состав подлеска многих типов леса, часто не играя там сколько-нибудь существенной роли. В зонах северо-, средне- и южнотаяжных лесов как равнинных, так и горных территорий встречается целый ряд видов *Spiraea*, среди которых можно выделить мезофиты — *S. media*, *S. chamaedryfolia*, *S. flexuosa*, *S. ussuriensis* и гигрофиты — *S. salicifolia*, *S. humilis*. Ксерофиты — *S. crenata*, *S. hypericifolia*, *S. aquilegifolia* и *S. pubescens* — распространены в более засушливых условиях лесостепной и степной зон и в остепенных пустынях (Сочава, 1954).

Не имея возможности в одной статье рассмотреть географию всех видов *Spiraea*, остановим внимание на *S. media*, имеющей довольно широкое распространение в СССР (рис. 3).

Ареал *S. media* — евро-сибирский, на востоке заходящий в Монголию и Северо-Восточный Китай. Возможно, он был сплошным на территории европейской части Советского Союза в третичное время. В результате четвертичного оледенения произошел разрыв ареала этого вида, и в настоящее время он разделен на 2 части: европейскую (Польша, север Балканского полуострова, Карпаты, Вольно-Подольская возвышенность) и сибирскую (северо-восток европейской части СССР, Сибирь, Дальний Восток). Расселение *S. media* в послеледниковое время могло идти двумя путями: из рефугиума на Алтае, откуда она распространилась в Западную Сибирь и в европейскую часть СССР, или из рефугиума на Урале, откуда, двигаясь на восток, она могла соединиться с сибирской частью ареала, а продвигаясь на запад, достичь бассейна Сев. Двины. К. Н. Игошина (1964) отмечает, что древние береговые валы в верховьях р. Камы и по р. Чусовой являются убежищем для пережитков былой флоры, в том числе и *S. media*.

Интересно отметить, что северо-западная граница ареала *S. media* по своему очертанию аналогична таковой же некоторых хвойных. Именно в этом районе проходят западные границы распространения *Abies sibirica* Ledeb., *Larix sukaczewii* Djil., *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. Северо-западную границу ареала *S. media* можно было бы считать климатической, поскольку она почти совпадает с линией смены континентального климата на морской (Григорьев и Будыко, 1964); ареал же *S. media* приурочен к областям с континентальным климатом. Но *S. media* введена в культуру далеко за пределами естественного ареала на северо-запад, запад и юг в Западной Европе и по всей территории европейской части СССР, где не только хорошо растет, но и нередко дичает. Следовательно, нельзя утверждать, что северо-западная граница ареала *S. media* является климатической.

Положение северо-западной границы ареала *S. media* нельзя рассматривать в отрыве от распространения древесных пород, которым она сопутствует, и лесов, компонентом которых она является. Проходящие в этом районе северо-западные границы ареалов сибирских хвойных и *S. media* обусловлены целым рядом факторов и в первую очередь, вероятно, геологическими причинами, так как по озерам Воже и Белое проходит граница распространения докембрийской складчатости (Непатаев, 1963), а в эпоху последнего оледенения в районе р. Онеги проходила граница максимального продвижения материкового льда (Соколов, Н. Н., 1946). Будучи светолюбивым кустарником, *S. media* растет в светлых лесах, преимущественно в лиственных, приуроченных на северо-западной границе ареала почти исключительно к почвам, содержащим известь. Основной фон в этом районе составляют еловые леса, среди которых лишь вкраплены лиственничники; там, где кончаются лиственничные леса,

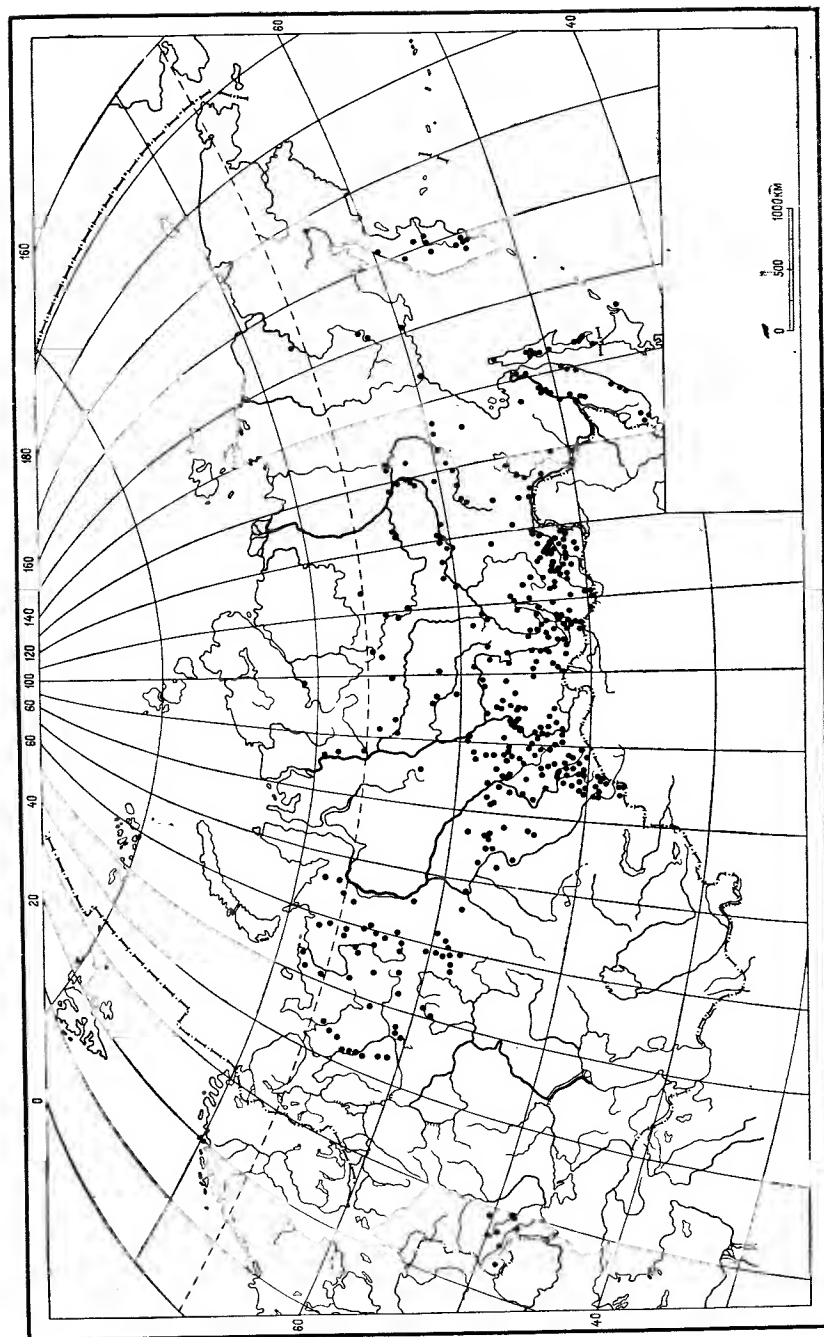


Рис. 3. Ареал *Spiraea media* Fr. Schmidt в СССР.

заканчивается и ареал *S. media*, которая в чистых еловых лесах не растет. Этими же эдафическими и ценогическими факторами объясняется и южная граница *S. media* в европейской части СССР.

Южная граница ареала *S. media* на Западно-Сибирской низменности идет почти по северной границе луговых степей. В луговых степях растет ксерофитная *S. crenata*, северная граница которой от Урала до Иртыша совпадает с южной границей ареала *S. media*. Южную границу распространения *S. media* от Иртыша до Оби П. Н. Крылов (1933) проводил почти по северной границе луговых степей. Однако в настоящее время имеются указания на наличие *S. media* в окрестностях Омска и южнее оз. Чаны, т. е. в области луговых степей. В Западной Сибири от 60 до 80° в. д. отмечено лишь несколько местонахождений *S. media*, что, по-видимому, объясняется сильной заболоченностью этой территории и развитием торфяно-болотных и болотно-подзолистых почв, на которых *S. media* не растет. Северная граница ареала *S. media* в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке — климатическая и эдафическая. *S. media* отсутствует на Таймыре, в низовьях р. Лены, в бассейне Яны и Индигирки, на Чукотке и Анадыре. Она почти не встречается в районе горных тундр и горных северотаежных редколесий, лишь изредка проникая сюда по щебнисто-каменистым склонам и осыпям в долинах рек, особенно на выходах известняков и на песчаниках.

На востоке СССР естественной преградой распространению *S. media* является Тихий океан. *S. media*, ареал которой тесно связан с материком, растет на Сахалине, имевшем ранее связь с континентом, и отсутствует на Курильских островах, образовавшихся сравнительно недавно. Единственное имеющееся указание на нахождение *S. media* в дикорастущем состоянии на о. Шикотан сомнительно. Южная граница ареала *S. media* проходит за пределами СССР по Монголии и Северо-Восточному Китаю и так же, как и северная граница, зависит от климатических и эдафических факторов.

Европейская часть ареала *S. media* ограничена в СССР лишь Карпатами и Вольно-Подольской возвышенностью. Сохранившись во время четвертичного оледенения, как и многие другие виды, на Карпатах, *S. media* расселилась из этого рефугиума только в пределах Вольно-Подольской возвышенности, дойдя до припятских болот на севере, долины Днепра на востоке и луговых степей на юге.

Таким образом, следует считать, что вид *S. media* приурочен к зонам северо-, средне- и южнотаежных лесов как равнинных, так и горных территорий (Сочава, 1954). По дендрологическому районированию (Соколов и Связева, 1965а), ареал *S. media* находится в Сибирской и Дальневосточной провинциях зоны кустарников и деревьев. Центр обилия вида в пределах ареала — Алтай, Кузнецкий Алаштану, Западный Саян и Давурия.

S. media — светолюбивый кустарник, выносящий некоторое затенение, поэтому в подлеске приурочен обычно к окнам в древесном пологом и встречается единично или группами, часто в угнетенном состоянии. Только способность к вегетативному размножению дает возможность *S. media* удерживать за собой занятые ею позиции под пологом леса, где она не всегда плодоносит.

S. media растет в подлеске хвойных и лиственных (березовых, осиновых) лесов групп *Hylacomiosa*, *Herbosa* и *Fruticosa* и на опушках их. В Сибири и на Дальнем Востоке она образует подлесок в лиственничниках, кедровниках и белоберезняках групп *Composita* и *Fruticosa* (*Cembretum spiraeoso-aconitosum* на Алтае, *Laricetum spiraeosum* в Приенисейском хребте, *Betuletum fruticosum* на Малом Хингане и др.: Васильев, 1937; Поварницын, 1941, 1944). В районах своего массового распространения (на Алтае и в Восточном Саяне) *S. media* поднимается в горы до высоты 1350—1750 м в подлеске кедровников, принадлежащих к группам *Herbosa*, *Hylacomiosa* (Восточный Саян, до высоты 1350 м) и *Myrtillosa* (Алтай, до высоты 1250—1750 м). (Поварницын, 1944). В северных районах ареала, а также на западном пределе своего распространения *S. media* чаще всего приурочена к известнякам (в лиственничниках по известковым склонам рек в Тиманском кряже, в бассейне р. Юдомы и среднем течении р. Лены), а в бассейне рек Вилюя и Лены встречается в лиственничниках и сосняках групп *Vacciniosa* и *Cladinosa* по песчаным гривам водораздельных плато (Юдин, 1954; Тюлина, 1959; Шумилова, 1962). Из-под полога леса выходит на остепненные луга в Центральной Якутии, на каменистые склоны в Селенгинских кустарниковых степях наряду с *S. aquilegifolia*, *Cotoneaster melanocarpa* Lodd., *Caragana pygmaea* (L.) DC. и на каменистые осыпи на Алтае, где образует кустарниковые заросли вместе с *S. chamaedryfolia*, *Caragana arborescens* Lam., *Lonicera coerulea* L. (s. l.) и другими видами (Лавренко, 1956). Наибольшую фитоценологическую роль *S. media* играет не в лесных фитоценозах, где она растет единично (кроме тех фитоценозов, в которых является ведущей в подлеске, например, *Laricetum spiraeosum* и др.), а на каменистых склонах гор, осыпях в лесном поясе и в кустарниковых степях, где она становится ссодоминантом.

Для составления карт ареалов видов *Spiraea* были использованы материалы гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, гербария и флористического каталога Гербария им. П. Н. Крылова Томского университета им. В. В. Куйбышева, гербарий, собранный Л. П. Сергиевской в Забайкалье, карты распространения этих видов, составленные П. Н. Крыловым для Западной Сибири (любезно предоставленные мне Л. П. Сергиевской), А. М. Мушеганом для Казахстана, Т. С. Гейдеман для Молдавии и литературные данные. Всем перечисленным лицам, оказавшим большую помощь в составлении карт ареалов, и С. Я. Соколову за многочисленные ценные советы приношу свою большую благодарность.

Васильев В. Н. (1937). Растительный покров Малого Хингана. Тр. Дальневост. филиала АН СССР, сер. ботанич., II. — Григорьев А. А. и М. И. Будыко. (1964). Климатическое районирование (карта). Физико-географический Атлас Мира. — Гроссгейм А. А. (1952). Флора Кавказа, V. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии, 67. — Игошина К. Н. (1964). Растительность Урала. Тр. БИН, сер. III, Геоботаника, 16. — Крылов П. Н. (1933). Флора Западной Сибири, 7. — Лавренко Е. М. (1956). Змеевско-тырсовые и вострцово-тырсовые енисейско-забайкальские степи и сельскохозяйственные земли на их месте. Растительный покров СССР, II. — (Максимович К. И.) *Maximowicz C. I.* (1879). *Adnotationes de Spiraeaceis*. — Нешатаев Ю. Н. (1963). Пихта сибирская на западной границе своего ареала. Бот. журн., 1. — Поварницын В. А. (1941). Типы лесов сибирской лиственницы СССР. В сб.: Тр. Сибирск. лесотехн. инст. — Поварницын В. А. (1944). Кедровые леса СССР. — Порякова А. И. (1939). Таволга — *Spiraea* L. Флора СССР, IX. — Соколов Н. Н. (1946). О положении границ оледенений в европейской части СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, XXXVII. — Соколов С. Я. и О. А. Связева. (1965a). Хронология древесных растений СССР. — Соколов С. Я. и О. А. Связева. (1965b). География древесных растений СССР. — Сочава В. Б. (1954). Геоботаническая карта СССР. Журн. Природа, 10. — Тюлина Л. Н. (1959). Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юды и низовьев р. Маи. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири. — Юдин Ю. П. (1954). Лиственничные леса. В сб.: Производительные силы Коми АССР, III, 1. — *Browicz K.* (1963). *O geograficznym rozmieszczeniu tawuły bawoliny (Spiraea salicifolia L.) w Polsce. Rocznik dendrologiczny, XVII.* — *Engler A.* (1964). *Syllabus der Pflanzenfamilien, II.* — *Lémeé A.* (1935). *Dictionnaire descriptif et synonymique des genres de plantes phanerogames, 6.* — *Rehder A.* (1949). *Manual of cultivated trees and shrubs.* — *Willis J. C.* (1951). *A dictionary of the flowering plants and ferns.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 V 1966.)

УДК 581.3 : 582.683.2

Г. Б. Родионова

ОТНОСИТЕЛЬНО ЭМБРИОГЕНЕЗА *LUNARIA ANNUA* L.

С 2 рисунками

G. B. RODIONOVA. ON THE EMBRYOGENESIS OF *LUNARIA ANNUA* L.

Эмбриональный тип развития зародыша у крестоцветных, выделенный Шнарфом (Schnarf, 1929) как тип «Cruciferen» и позднее Джогансеном (Johansen, 1950), как «Onagrad»-тип, исследован достаточно подробно и в общих чертах протекает довольно сходно у всех представителей этого семейства.

Зигота делится трансверсально на короткую апикальную клетку *ca* и длинную базальную *cb*. Следующее поперечное деление происходит в базальной клетке и делит ее на среднюю клетку *m* и микропилярную *ci*, а терминальная *ca* делится вдоль, так что возникает Т-образный 4-клеточный проэмбрио. В дальнейшем апикальный ярус *ca* дает начало всем основным частям зародыша: семядолям, гипокотилу, точке роста стебля и инициалам центрального цилиндра стебля, согласно формуле:

$$ca = pco + pvt + phy + icc.$$

Базальная клетка образует гипофизис (из средней клетки *m*), из которого развиваются инициалы центрального цилиндра корня, чехлик и суспензор: $cb = icc + co + c$. Формула развития *Cruciferae* позволяет отнести их к IV мегаархитипу первого периода классификации Суэжа (Souèges, 1939, — цит. по: Яковлев, 1958).

По своему эмбриогенезу крестоцветные могут быть сближены с представителями *Ranunculaceae*, где существуют сходные отношения между элементами проэмбрио и расчленением зародыша (Schnarf, 1929; Lebeque et Sarrazin, 1957a, 1957b; Яковлев, 1958). Так, при развитии зародыша *Myosurus minimus*, по данным Суэжа, первые 4 клетки проэмбрио ориентированы Т-образно и в дальнейшем ярус *ca* производит, как у *Cruciferae*, все тело зародыша (Johansen, 1950). Средняя клетка *m* 4-клеточного проэмбрио, которая производит гипофизис, делится 1-й стенкой вертикально. Следующее деление в ней идет так же вертикально, под прямым углом, так что возникает гипофизарный квадрант. Массивный гипофизис является производным этого квадранта (Schnarf, 1929; Johansen, 1950).

У крестоцветных первое деление, приводящее к возникновению гипофизарной клетки, — поперечное, и процесс дифференцировки основных элементов эмбрионального тела осуществляется быстрее, чем у *Ranunculaceae*. Появление гипофизарной клетки у крестоцветных является постоянным признаком для каждого данного вида. Но у различных представителей семейства образование гипофиза из базальной клетки происходит в разное время. Так, у *Draba verna* она возникает на 3-й клеточной генерации от *cb*, у *Cardamine pratensis* — на 5-й; у *Sisymbrium irio* на 4-й; (Lebeque, 1950). Скорость возникновения гипофизарной клетки является отражением прогрессивной эволюции в пределах семейства (Lebeque, 1957a, 1957b; Яковлев, 1958).

С другой стороны крестоцветные примыкают к *Resedaceae*, относящимся к тому же эмбриональному типу. Здесь гипофизарная клетка возникает из базальной в период 1-й или реже 2-й клеточной генерации, а деление апикальной клетки обычно предшествует делению базальной (у *Cruciferae* и *Ranunculaceae* — наоборот). (Lebeque, 1957b; Яковлев, 1958).

От единого плана развития зародыша у крестоцветных отступает, пожалуй, только *Alyssum macrocarpum*, исследованный Ридл (Riddle, 1898) и выделенный Джогансеном (1950) в вариацию «Alyssum». По Ридл (1898), средняя клетка *m* у *Alyssum* является продуктом *ca*, а не *cb*, в то время как, согласно Джогансену, развитие зародыша у *Cruciferae* происходит по типу «Onagrad», где 4-клеточный проэмбрио Т-образный, а не линейный, и, следовательно, является продуктом *cb*, а не *ca*. Поэтому выделение этой вариации — «Alyssum» — является, по мнению некоторых эмбриологов, сомнительным, а эмбриогенез видов *Alyssum* требует переисследования (Ahuja a. Bhaduri, 1956; Lebeque, 1957a, 1957b).

При изучении развития зародыша *Lunaria annua* L. нам встретились некоторые особенности развития, не свойственные типу крестоцветных.

Материал для исследования был собран летом 1964 г. в ботаническом саду МГУ и фиксировался жидкостью Навашина и Карнуа. Срезы толщиной 10—15 м окрашивались гематоксилином Эрлиха, Равица и Гайденгайна с подкраской эритрозинном или эозином.

Зигота *L. annua* имеет вид длинной тонкой трубки, несколько расширяющейся на обоих концах. Плазма сосредоточена в апикальном конце, а остальная часть сильно вакуолизована (рис. 1, 1). Первое деление зиготы осуществляется поперечной перегородкой в ее верхнем конце, в результате чего возникает 2-клеточный проэмбрио с длинной базальной клеткой *cb* и значительно меньшей апикальной *ca* (рис. 1, 2). Первой делится всегда *cb* трансверсально на меньшую среднюю клетку *m* и микропилярную большую *ci*.

В дальнейшем развитии нет строгой закономерности. Апикальная клетка *ca* может поделиться продольной перегородкой, так что образуется Т-образный 4-клеточный предзародыш, расположенный в 3 яруса, характерный для крестоцветных (рис. 1, 3). Однако чаще всего деление *ca* поперечное, т. е. образуется линейный 4-клеточный проэмбрио (рис. 1, 4, 5). Прежде чем производные апикального яруса *ca* начнут делиться дальше, в клетках *m* и *ci* проходит несколько трансверсальных делений. Клетка *ci* делится один раз, а *m* — по меньшей мере дважды. Вслед за этим начинается 2-е деление в производных апикального яруса *ca*, которое сопровождается заложением вертикальных стенок. На рис. 1, 6 мы видим 8-клеточный проэмбрио, где 5 нижних ярусов являются производными *cb*, а 2 верхних — производными *ca*, в одном из которых произошло 1-е продольное деление.

Нередко число ярусов, производных от *cb*, бывает большим, равным 7 или 6, тогда как деление в производных *ca* задерживается и апикальный ярус *ca* состоит всего из 2 клеток (рис. 1, 7).

Вслед за несколькими трансверсальными делениями, происходит 1-е продольное деление в самом верхнем ярусе подвеска, производном от *m* близлежащем к апикальному ярусу *ca*. Так, на рис. 1, 8 мы видим 8-клеточный проэмбрио, где из 5 ярусов *cb* самый нижний (*h*) поделился продольно. В апикальном ярусе *ca* к этому времени произошло только одно продольное деление (в этом случае развитие идет, вероятно, из Т-образной тетрады).

На рис. 1, 9 видно, что в средней клетке *m* произошло большее число трансверсальных делений, чем на рис. 1, 8, прежде чем возникла 1-я продольная перегородка в ее самом верхнем производном ярусе (*h*). Апикальный ярус поделен, как и на рис. 1, 8, только один раз, однако в этом случае исходной являлась, по-видимому, линейная тетрада.

Возникшие 2 элемента *h* могут дальше делиться, образуя стадии квадрантов и октантов, как это видно на рис. 1, 10, где апикальный ярус в это время состоит из 6 клеток. Однако разделение клетки *h* может идти и косыми перегородками, или же вслед за 1-м продольным делением идет 2-е продольное, но перегородка закладывается не строго под прямым углом к 1-й, а почти параллельно меридиональному направлению (рис. 2, 1h). Возникшие клетки делятся далее поперечно.

Параллельно продолжают трансверсальные деления в ниже лежащих производных *m* и *ci* и число клеток, составляющих нитевидный подвесок, увеличивается.

Ввиду того что 1-е деление в апикальном ярусе *ca* не постоянно, не всегда можно отчетливо выделить стадии октантов и квадрантов, как это видно, например, на рис. 2, 1 в двух самых верхних многоклеточных ярусах, производных от *ca*. 3-й сверху ярус — производный от *m*, где уже прошло 2 продольных деления. Еще ниже видно заложение косой стенки в клетке подвеска, весь же линейный подвесок состоит к этому времени из 10—11 клеток (на рисунке они видны не все).

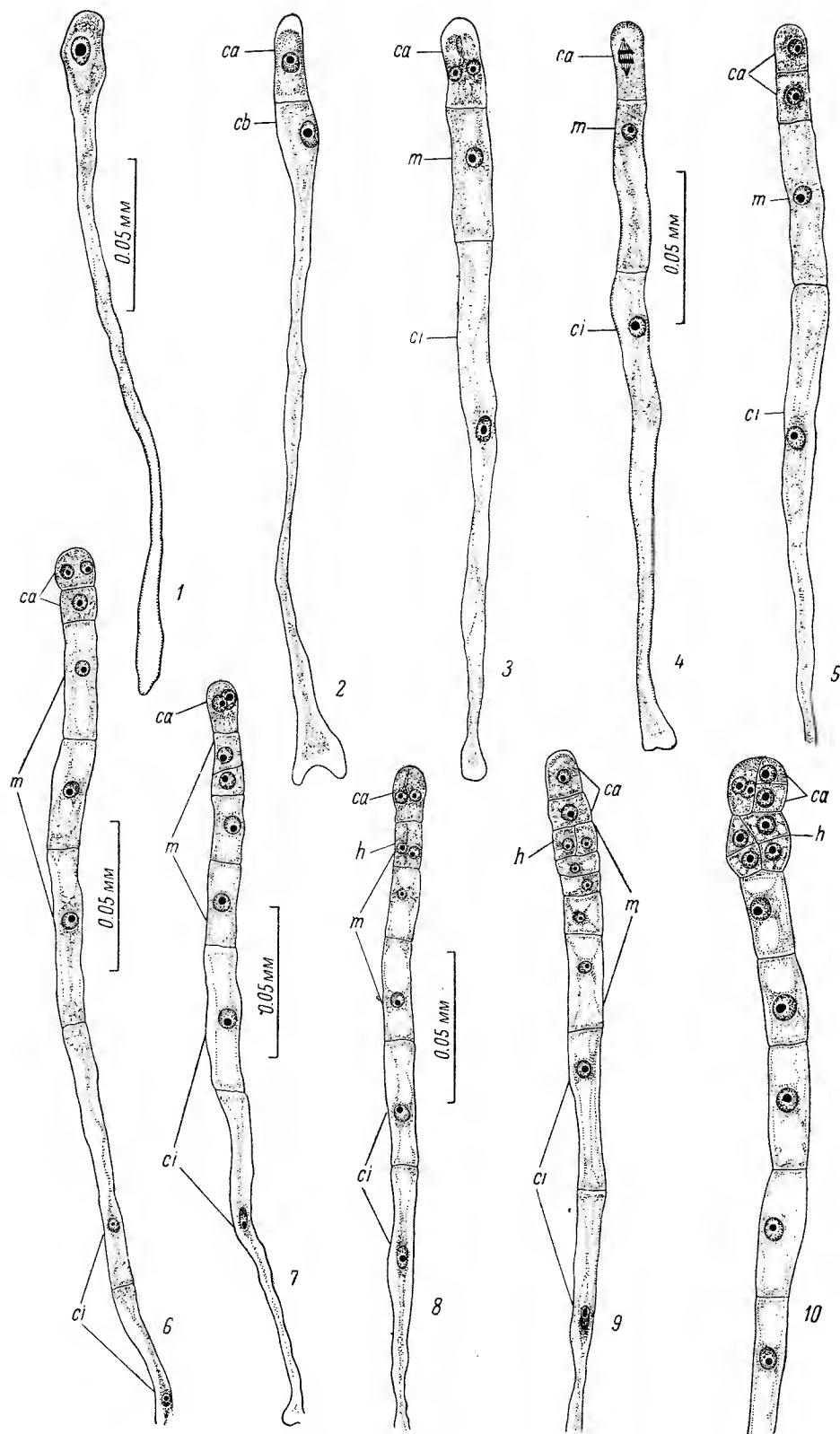


Рис. 1. Эмбриогенез *Lunaria annua* L.

1 — зигота; 2 — двухклеточный проэмбрио: *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка; 3 — Т-образная тетрада: *ca* — апикальный ярус, *m* — средняя клетка, *ci* — микропиллярная клетка; 4 — первое поперечное деление апикального яруса *ca*; 5 — линейная тетрада; 6, 7, 8, 9 — объяснение в тексте; 10 — многоклеточный предзародыш (объяснение в тексте), из 10 клеток подвеска на рисунке видна 5.

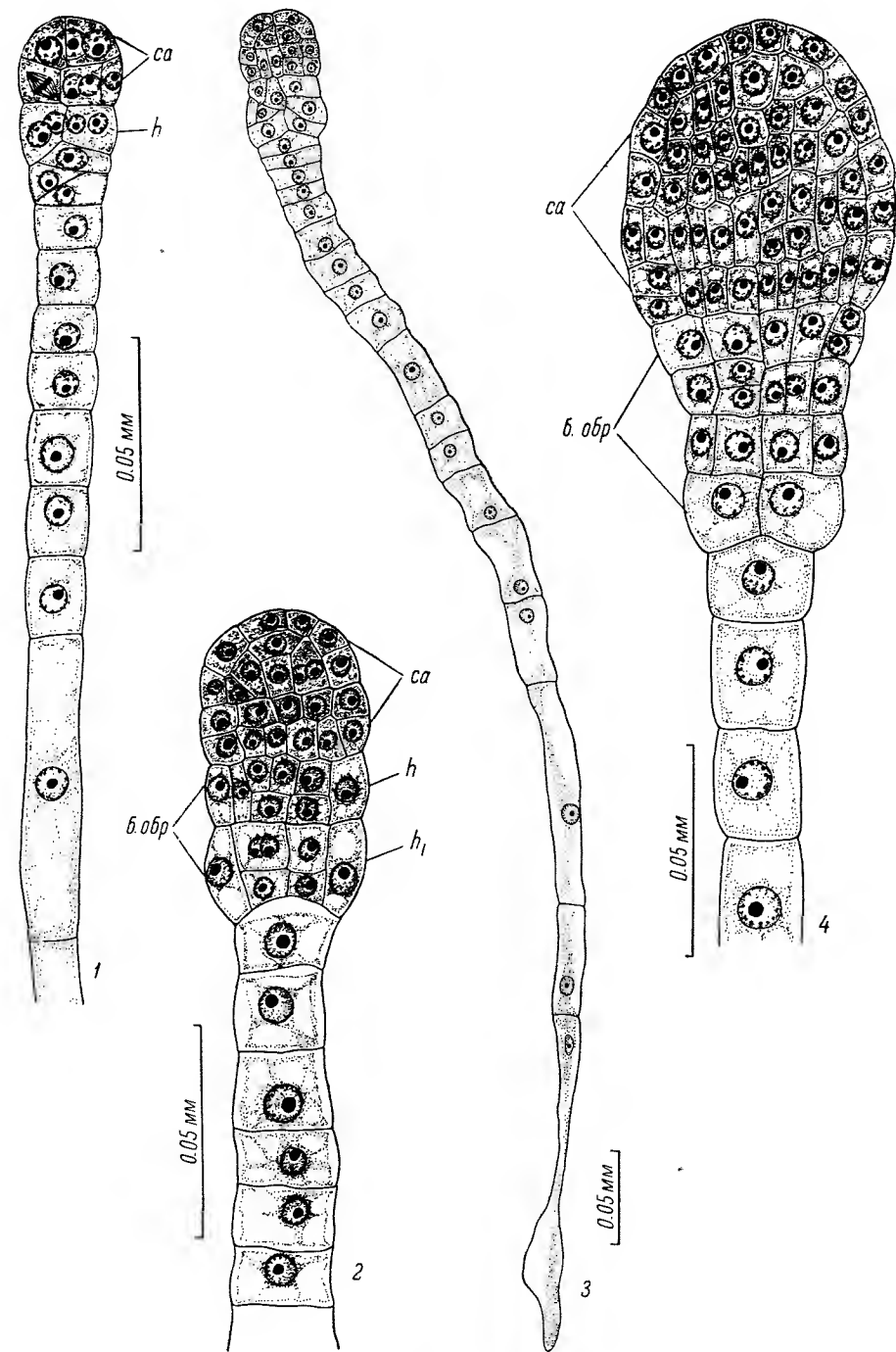


Рис. 2. Эмбриогенез *Lunaria annua* L.

1 — многоклеточный предзародыш (объяснение в тексте); 2 — многоклеточный предзародыш и многоклеточное базальное образование (*б. обр*) из двух ярусов (*h* и *h₁*); 3 — многоклеточный предзародыш с длинным подвеском из 18 клеток; 4 — многоклеточный предзародыш с базальным образованием (*б. обр*); *ca* — апикальная клетка.

Поскольку нередко отсутствуют характерные стадии октантов и их правильное разделение, бывает трудно установить отдельные этапы, ведущие к дифференцировке гистогенов (у крестоцветных их можно выделить уже после периклиналильного деления октантов, приводящего к отделению дерматогена).

Постепенно с ростом многоклеточного зародыша продольные перегородки закладываются и в последующих за ярусом h клетках нитевидного подвеска. Деления в них происходят подобно делениям, описанным в ярусе h , где вслед за несколькими продольными или косыми перегородками идут поперечные деления. Таким образом, возникает многоклеточное образование, состоящее из 2, 3 или 4 этажей, которое мы назовем базальным образованием (b . *obr*), определив его происхождение от нескольких производных средней клетки m (рис. 2, 2, h , h_1).

Длинный однорядный подвесок к этому времени состоит из 18—19 клеток, причем самая нижняя микропилярная клетка подвеска не имеет такого пузыревидного вздутия, как это описано для *Capsella bursa-pastoris*. Она лишь слегка расширяется на конце (рис. 2, 3).

С ростом зародыша резко замедляется темп делений в производных от m и апикальный ярус, который по темпам деления на самых молодых стадиях отставал, теперь опережает в своем развитии базальный. Многоклеточное шарообразное тело зародыша как бы надстроено снизу многоклеточным образованием, клетки которого сильнее вакуолизованы (как и клетки подвеска) (рис. 2, 4).

С нарастанием клеточной массы исчезает вакуолизация и сглаживаются границы между частью зародыша, возникшей из sa , и базальным многоклеточным образованием.

Во взрослом зародыше довольно трудно определить, какую часть занимает базальное образование из общей проэмбриональной массы. Мы склонны думать, что часть эта незначительна, и что окончательное расчленение зародыша у *Lunaria annua* происходит по той же формуле, как и у всех крестоцветных; как было указано выше, из производных базального яруса sb развиваются инициали корня и чехлика. Однако мы не находим здесь характерной дифференцировки и последующего расчленения одной гипофизарной клетки, как это происходит у всех описанных прежде крестоцветных.

Некоторые отклонения в способе образования гипофизиса были описаны для отдельных представителей *Capparidaceae*, эмбриогенез которых протекает по тому же типу — «Onagrad» в вариации «Capsella».

Так, Крете (Crété, 1951) указывает, что у *Cleome graveolens* деление средней клетки m , приводящее к образованию гипофизиса, может быть вертикальным или косым, а иногда клетка m делится трансверсально и уже ее дочерние клетки дают начало гипофизису. По мнению автора, возможно сближение развития зародыша *C. graveolens* с вариацией *Myosurus minimus* на основании способа дифференциации гипофизиса, а также скорости сегментации базального и апикального ярусов.

Фуфас (Phourphas, 1952), описывая эмбриогенез *Gynandropsis pentaphylla*, сближает его предзародыш с предзародышем *M. minimus* по конструкции тетрады и 8-клеточного проэмбрио, а также по происхождению гипофизиса из промежуточной клетки тетрады. Средняя клетка m предзародыша *G. pentaphylla* делится вертикально на 2 элемента, лежащие рядом, затем эти 2 элемента путем меридионального деления дают 4 клетки, соответствующие гипофизарному квадранту. Далее эти клетки делятся трансверсально или косыми перегородками, отделяя инициали коры.

При этом последний автор, имея в виду работу Крете (1951), считает, что эмбриогенез *G. pentaphylla* стоит гораздо ближе к вариации *M. minimus*, чем эмбриогенез *C. graveolens*.

В развитии зародыша *L. annua* проявляется ряд отклонений от характерного для крестоцветных эмбриогенеза, обобщенного Джогансеном (1950) в вариации «Capsella».

Во-первых, наряду с Т-образным 4-клеточным проэмбрио здесь существует линейный 4-клеточный предзародыш.

Во-вторых, нет четко выраженной одной гипофизарной клетки, как у всех крестоцветных. Образуется многоклеточное базальное образование из производных средней клетки m , и 1-е деление, приводящее к его возникновению, — вертикальное. В построении базального образования принимают участие не только одна близлежащая к апикальному ярусу sa клетка-подвеска, а 2, 3 или даже 4 клетки, производные от m .

В-третьих, деления клеток октантов нередко ориентированы не строго периклиналильно, а вертикально, параллельно меридиальному направлению и только последующие тангентальные деления приводят к отчленению кнаружи инициалей дерматогена; дифференцировка основных гистогенов здесь нередко происходит значительно позже, чем в типе у *Cruciferae* и приближается к тому, как это происходит у вариации у *Myosurus*.

Кроме того, развитие базального яруса на ранних клеточных генерациях обгоняет развитие апикального яруса.

Таким образом, эмбриогенез *Lunaria annua* обладает рядом особенностей, близких к эмбриогенезу *Myosurus minimus*, и носит резко отличный характер от известного типа «Cruciferae».

Л и т е р а т у р а

Яковлев М. С. (1958). Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосемянных. Проблемы ботаники, III. — А h y j a I. R. a. R. N. B h a d u r i. (1956). The embryology of *Brassica campestris* L. var. *toria*.

Phytomorphology, 6, 1. — Crété P. (1951). Embryogénie des Capparidacées. Développement de l'embryon chez le *Cleome graveolens* Rafin. Comptes rendus de l'Acad. des Sci., Paris, 233, 9. — Johansen D. A. (1950). Plant Embryology. — Lebeque A. (1950). De développement de l'embryon et la différenciation de l'hypophyse chez le *Draba verna* L. Bull. de la Soc. Bot. de France, 97, 4—6. — Lebeque A. et P. Sarrazin. (1957a). L'embryogénèse du *Teesdalia nudicaulis* R. Br. et de l'*Aubrietia croatica* Schott. Bull. de la Soc. Bot. de France, 104, 5—6. — Lebeque A. et P. Sarrazin. (1957). Les modalités du développement embryonnaire chez quelques Crucifères. Bull. de la Soc. Bot. de France, 104, 7—8. — Phourphas C. (1952). Développement du proembryon chez le *Gynandropsis pentaphylla* (Capparidaceae). Bull. de la Soc. Bot. de France, 99, 1—3. — Riddle L. C. (1898). The embryology of *Alyssum*. The Botanical Gaz., 26, 5. — Schnarf K. (1929). Embriologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatom., II, 2.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова.

(Получено 24 VI 1966).

УДК 511.1 : 576.312.3/58(47—17)

П. Г. Жукова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

P. G. ZHUKOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF PLANTS OF THE NORTH-EASTERN PART OF THE U. S. S. R.

В связи с работами по изучению арктической флоры СССР, проводимыми Лабораторией растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, в 1965—1966 гг. были продолжены кариологические и кариосистематические исследования растений Северо-Востока СССР.

В отличие от исследований 1963—1964 гг. (Жукова, 1965а, 1965б) сбор материала проводился автором летом 1965 г. в полевых условиях и в тесном контакте с работой флористов Чукотского отряда Северной экспедиции Ботанического института АН СССР В. В. Петровского и Б. А. Юрцева. Петровский принимал непосредственное участие в сборе материала для фиксации. Особое внимание было обращено на критические, полиморфные или ранее не изучавшиеся с кариологической точки зрения виды. У полиморфных видов отдельно собирался материал по основным морфологически отличающимся формам; для целого ряда видов кончики корней фиксировались в разных географических пунктах. Материал собирался в следующих районах Чукотки: о. Врангеля (бухты Сомнительная и Роджерс на южном побережье; окрестности гор Тундровой и Перкаткун в центральной части острова); юго-восточная часть Чаунской низменности (холмы Теакачин, бассейн р. Мильгужеем); восточное побережье Чаунской губы (окрестности поселков Певек и Валькумей на Певекском полуострове; окрестности пос. Апапельхино); средняя часть Чукотского нагорья (бассейн р. Куэвунь и р. Кувейт); южное побережье пролива Лонга (близ мыса Шмидта). Кроме того, часть материала собрана в Колымском нагорье вдоль центральной Магаданской трассы (районы Карамкенского и Яблонового перевалов). Наконец, по некоторым видам материал для фиксации был получен из семян, выделенных из гербарных образцов. Таким путем исследовались числа хромосом у ряда растений из Северной Якутии (сборы Б. А. Юрцева 1960 г. в низовьях р. Оленек и в Хараулахских горах); с западной Чукотки (сборы В. В. Петровского, Б. А. Юрцева и В. Ф. Шамурина 1964 г. с северо-восточных отрогов Анойского нагорья и северо-западных отрогов Чукотского нагорья) и из бассейна р. Анадырь и с залива Креста (сборы Т. Г. Дервиз-Соколовой).

Корни фиксировались жидкостью Навашина; препараты окрашивались железным гематоксилином Гайденгайна.

В настоящем сообщении приводятся установленные нами числа хромосом для 124 видов растений. Остальная часть полученных нами данных, в основном относящаяся к еще недостаточно изученным систематическим группам (из родов *Oxytropis*, *Astragalus*, *Hedysarum*, *Potentilla*, *Parrya*, *Senecio*, *Artemisia*, *Festuca*, *Eritrichium* и др.). После монографического изучения этих групп данные по числам хромосом будут публиковаться в специальных сообщениях в соавторстве с лицами, обрабатывающими упомянутые группы.

Основные результаты обработки сведены в таблице. Звездочкой отмечены виды, для которых числа хромосом определены впервые (38 видов). Необходимые пояснения по некоторым видам приводятся в заключительной части статьи; при этом автор пользовался консультациями Юрцева и Петровского, которым выражает свою признательность.

Некоторые данные, приведенные в таблице, нуждаются в комментариях.

Так, у *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxylaria* Tolm. установленное нами число хромосом совпадает с таковым для *R. acetosa* ssp. *acetosa* и ssp. *lapponica* (A. Löve a. D. Löve 1961). Тот же случай отмечен для *Astragalus alpinus* ssp. *alpinus* из материковых

Вид	2n	Место сбора материала
<i>Dupontia psilosantha</i> Rupr.	42	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино
»	42	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Leymus interior</i> (Hult.) Tzvel.*	28	Зап. Чукотка, пос. Бараниха.
<i>Phippsia algida</i> (Soland.) R. Br.	28	О. Врангеля, р. Тундровая.
<i>Luzula wahlenbergii</i> Rupr.	24	Зап. Чукотка, пос. Певек; г. Ана- дырь.
<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichb.	24	Пос. Эгвекинот (залив Креста).
<i>Allium schoenoprasum</i> L.	16	»
<i>Rumex acetosa</i> L. ssp. <i>pseudooxyria</i> Tolm.	♂ 15	О. Врангеля, гора Тундровая.
То же	14	»
<i>R. thyriflorus</i> Fingern.	♂ 15	Сев. Якутия, пос. Таймыль.
<i>Polygonum aviculare</i> L.	60	Колымское нагорье, пос. Карамкен.
<i>P. humifusum</i> Pall. ex Ledeb.*	20	Зап. Чукотка, пос. Красноармей- ский.
<i>P. lazmannii</i> Lepech.	20	Чаунская губа, о. Б. Раутан.
<i>Monolepis asiatica</i> Fisch. et Mey. . . .	18	Зап. Чукотка, пос. Певек.
<i>Montia lamprosperma</i> Cham.	20	», пос. Апателъхино.
<i>Claytonia acutifolia</i> Pall. ex Willd. . .	32	Чукотка, мыс Шмидта.
<i>C. eschscholtzii</i> Cham.*	16	Колымское нагорье, пос. Карамкен.
<i>C. arctica</i> Adams*	10	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Stellaria humifusa</i> Roth	26	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>S. fischeriana</i> Ser.*	72	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>Cerastium maximum</i> L.	38	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>C. regelii</i> Ostenf.	72	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Honckenia frigida</i> Pobed.	68	»
<i>Minuartia biflora</i> (L.) Schinz et Thell. .	26	»
<i>M. rossii</i> (R. Br.) Graebn. s. str.* . . .	58	О. Врангеля, гора Тундровая
<i>M. macrocarpa</i> (Pursh) Ostenf.*	44	»
<i>M. rubella</i> (Wahl.) Graebn.	26	»
<i>Arenaria capillaris</i> Poir.*	22	»
<i>A. tschuktschorum</i> Rgl.*	22	Зап. Чукотка, пос. Красноармей- ский.
»	22	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>Merckia physodes</i> (DC.) Fisch. ex Cham. et Schlecht.*	72	»
<i>Silene stenophylla</i> Ledeb.*	24	Сев. Якутия, пос. Нийба.
<i>Melandrium apetalum</i> (L.) Fenzl var. <i>macropetala</i> Cham. et Schlecht.	24	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>M. affine</i> J. Vahl	48	Зап. Чукотка, пос. Певек.
<i>Dianthus repens</i> Willd.*	60	Зап. Чукотка, пос. Шелагский.
<i>Thalictrum alpinum</i> L.	14	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Aconitum delphinifolium</i> DC.	32	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>Delphinium pauciflorum</i> Reichb. ex Schlecht.*	16	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Anemone richardsonii</i> Hook.	14	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>A. sibirica</i> L.	16	Зап. Чукотка, пос. Певек.
<i>Pulsatilla dahurica</i> (Fisch.) Spreng. . .	16	Зап. Чукотка, пос. Бараниха.
<i>P. multifida</i> (Pritz.) Juz.*	16	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Oxygraphis chamissonis</i> (Schlecht.) Freyn*	16	Чукотское нагорье, р. Кувет.
<i>O. glacialis</i> (Fisch.) Bge.	16	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Ranunculus hyperboreus</i> Rottb.	32	Чукотка, мыс Шмидта.
<i>R. hyperboreus</i> var. <i>tricrenatus</i> Rupr.* .	32	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>R. gmelinii</i> DC.	32	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>R. grayi</i> Britt.	16	Зап. Чукотка, пос. Певек.
<i>R. nivalis</i> L.	48	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>R. affinis</i> R. Br.	32	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Dicentra peregrina</i> (Rudolphi) Fedde* .	16	Зап. Чукотка, холмы Теакачин.
<i>Corydalis arctica</i> M. Pop.*	16	Чукотское нагорье, г. Кувет.
<i>Cochlearia groenlandica</i> L.	14	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Cardamine pratensis</i> L.	90	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>C. bellidifolia</i> L.	16	»
<i>C. hyperborea</i> O. E. Schulz var. <i>oxy-</i> <i>phylla</i> O. E. Schulz	42	»
<i>C. hyperborea</i> O. E. Schulz var. <i>hyper-</i> <i>borea</i>	42	Чукотское нагорье, р. Кувет.

Вид	2n	Место сбора материала
<i>C. pedata</i> Rgl. et Til.*	30	Колымское нагорье, Карамкен- ский пер.
<i>Erysimum pallasii</i> (Pursh) Fern.	36	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Eutrema edwardsii</i> R. Br.	28	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Descurainia sophioides</i> (Fisch.) O. E. Schulz	36	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Braya purpurascens</i> (R. Br.) Bge. . . .	56	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Rhodiola rosea</i> L. s. l.	22	»
»	22	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Sedum cyaneum</i> J. Rudolph*	24	Колымское нагорье, пос. Карамкен.
<i>Parnassia kotzebuei</i> Cham. et Schlecht. .	18	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>P. palustris</i> L.	18	Колымское нагорье, 170-й км трассы.
<i>Comarum palustre</i> L.	42	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb. s. l. . . .	14	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>Acomastylis rossii</i> (R. Br.) Greene* . . .	70	»
<i>Novosieversia glacialis</i> (Adams) F. Bolle	28	Чукотка, мыс Шмидта.
<i>Sieversia pusilla</i> (Gaertn.) Hult.	14	Колымское нагорье, пос. Карамкен.
<i>Potentilla asperrima</i> Turcz.*	14	Сев. Якутия, р. Гевкан.
<i>P. egedii</i> Wormsk.	28	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>P. enarginata</i> Pursh	42	О. Врангеля, б. Сомнительная.
»	42	О. Врангеля, гора Тундровая.
»	42	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>P. pulchella</i> R. Br.	28	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>P. stipularis</i> L.*	28	Зап. Чукотка, пос. Бараниха.
»	28	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>Dryas integrifolia</i> Vahl	18	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>D. octopetala</i> L.	18	»
<i>D. punctata</i> Juz.	18	О. Врангеля, гора Тундровая.
»	18	Зап. Чукотка, пос. Певек.
<i>Sanguisorba officinalis</i> L. s. l.	28	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Astragalus alpinus</i> L. ssp. <i>alpinus</i> . . .	32	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
»	32	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>A. alpinus</i> L. ssp. <i>arcticus</i> (Bge.) Hult. .	32	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>A. frigidus</i> (L.) Bge.	16	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>A. umbellatus</i> Bge.	16	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Oxytropis maydelliana</i> Trautv.	96	Зап. Чукотка, п-ов Шелагский.
<i>O. mertensiana</i> Turcz.	16	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>O. sverdrupii</i> Lynge*	64	»
»	64	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Vicia macrantha</i> Turcz. ex Jurtz.* . . .	24	Сев. Якутия, р. Суол-Чиерес.
<i>Lathyrus aleuticus</i> (Greene) Pobed. . . .	14	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Hippuris tetraphylla</i> L.*	32	»
<i>H. vulgaris</i> L. s. l.	48	»
<i>Bupleurum triradiatum</i> Adams ex Hoffm.	16	Колымское нагорье, пос. Карамкен.
<i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.	26	»
<i>A. erythrocarpa</i> Small*	26	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. ssp. <i>microphyl-</i> <i>lum</i> Lge.	24	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Primula borealis</i> Duby	36	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>P. arctica</i> Koidz.*	22	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>P. tschuktschorum</i> Kjellm.	22	Чукотка, мыс Шмидта.
<i>Androsace bungeana</i> Schischk. et Bobr. .	20	Чаунская губа, о. Б. Раутан.
<i>A. septentrionalis</i> L.	20	Сев. Якутия, р. Хараулах.
»	20	Зап. Чукотка, пос. Красноармей- ский.
»	20	Пос. Ваегя-на-Майне.
<i>Armeria arctica</i> (Cham.) Wallr.	18	О. Врангеля, гора Тундровая.
»	18	Зап. Чукотка, пос. Певек.
<i>Gentiana glauca</i> Pall.	24	Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
<i>G. tenella</i> Rottb.	10	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Polemonium acutiflorum</i> Willd. ex Roem. et Schult.	18	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>P. boreale</i> Adams	18	Сев. Якутия, пос. Нийба.
<i>Myosotis asiatica</i> Schischk. et Serg. . .	24	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Mertensia maritima</i> (L.) S. F. Gray . . .	24	»
<i>Pedicularis adamsii</i> Hult.*	16	Зап. Чукотка, пос. Певек.
<i>P. capitata</i> Adams*	16	О. Врангеля, б. Сомнительная.

Вид	2n	Место сбора материала
<i>P. langsdorffii</i> Fisch. ex Stev.*	16	О. Врангеля, гора Тундровая.
»	16	Зап. Чукотка, пос. Певек.
<i>P. lapponica</i> L.	16	»
<i>P. pennellii</i> Hult.*	16	Чукотка, мыс. Шмидта.
<i>P. verticillata</i> L.	12	О. Врангеля, б. Сомнительная и г. Тундровая.
<i>P. villosa</i> Ledeb.*	32	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Castilleja elegans</i> Malte *	24	»
<i>C. pavlovii</i> Rebr.*	48	г. Анадырь.
<i>Lagotis minor</i> (Willd.) Standl.	22	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Galium verum</i> L.	44	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Campanula uniflora</i> L.	34	О. Врангеля, гора Тундровая.
<i>Valeriana capitata</i> Pall.	56	О. Врангеля, б. Сомнительная.
<i>Erigeron compositus</i> Pursh	54	О. Врангеля, гора Перкаткун.
<i>Aster alpinus</i> L.	18	Зап. Чукотка, пос. Красноармейский.
<i>A. sibiricus</i> L.	18	Чукотское нагорье, р. Куэкувунь.
»	18	Пос. Ваеги-на-Майне.
<i>Dendranthema arcticum</i> (L.) Tzvel. s. 1.	18	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Senecio congestus</i> (R. Br.) DC. (= <i>S. arcticus</i> Rupr.)	48	»
<i>Artemisia kruhsiana</i> Krasch.	18	Зап. Чукотка, пос. Валькумей.
»	18	Зап. Чукотка, р. Янранайедем.
»	18	Пос. Еропол-на-Анадыре.
<i>Arnica iljinii</i> (Maguire) Pjin.	56	Зап. Чукотка, пос. Бараниха.
<i>Saussurea nuda</i> Ledeb.*	26	Зап. Чукотка, пос. Апателъхино.
<i>Crepis chrysanthia</i> (Ledeb.) Turcz.	8	Зап. Чукотка, пос. Красноармейский.
<i>C. nana</i> Richards.	14	О. Врангеля, б. Сомнительная.

районов Чукотки и *A. alpinus* ssp. *arcticus* (Bge.) Hult. (= *A. subpolaris* Boriss. et Schischk.) с о. Врангеля. Оба имеют $2n=32$ и представляют собой классические замещающие расы, связанные постепенными переходами в полосе контакта ареалов (например, в низовьях р. Оленек). Однако для средневропейского *A. alpinus* известно также диплоидное число хромосом ($2n=16$, A. Löve a. D. Löve, 1961); заслуживает изучения и более мелкоцветковая форма *A. alpinus* из субарктической Якутии.

Lathyrus aleuticus (Greene) Pobed. имеет то же число хромосом ($2n=12$), что и бореальная атлантическая *L. maritimus* (L.) Bigel.; оба вида, как и *L. japonicus* Willd., несомненно также являются географическими расами, образующими полосы перехода (Победимова, 1959).

В сложном полиморфном цикле *Polygonum aviculare* L. s. l. морфологически наиболее ясно очерченный северный гипоарктический вид *P. humifusum* Pall. ex Ledeb. оказался диплоидом ($2n=20$). Все остальные диплоиды из того же цикла пока известны из присредиземноморских районов Европы (Tutin, 1964). Другие северные представители этой группы имеют соматические числа хромосом $2n=40, 60, 80$ (A. Löve a. D. Löve, 1961).

Для *Monolepis asiatica* Fisch. et Mey. с Западной Чукотки определено $2n=18$, тогда как А. и Д. Лева (A. Löve a. D. Löve, 1961) приводят для нее же $2n=36$ на основании данных Вульфа (Wulff, 1937) по *M. trifida* Schrad., которую А. и Д. Лева рассматривают в качестве синонима *M. asiatica*. Однако большинство исследователей синонимизирует *M. trifida* с американской *M. nuttalliana* (Schultes) Greene, имеющей и другой синоним *M. chenopodioides* (Nutt.) Moq.; для последней Вульф приводит $2n=18$. Неясно, из каких районов происходит исследованный Вульфом материал по *M. trifida* и *M. chenopodioides*. Во всяком случае можно предположить, что оба приведенные Вульфом числа ($2n=18$ и $2n=36$) относятся к американской *M. nuttalliana*.

Новые кариологические данные получены для *Minuartia rossii* (R. Br.) Graebn. У образцов этого вида с о. Врангеля $2n=58$. Пэкер (Packer, 1964) у растений, относимых им к *Minuartia rossii* ssp. *elegans* Maguire [= *M. elegans* (Cham. et Schlecht.) Schischk.], определил $2n=30$. Материал был собран им на западе Арктической Канады, где *M. rossii* s. str., по-видимому, отсутствует. У наших растений, как правило, в соцветиях возникают выводковые почки, которые развиваются из цветочных почек вместо цветков. Эти почки легко опадают и служат основным способом размножения *M. rossii* s. str. Морфологические отличия и разное число хромосом говорит в пользу того, что растения с о. Врангеля и растения из материковой Канады следует относить, по всей вероятности, к разным видам.

Несколько отличающиеся результаты получены для *Cardamine hyperborea* O. E. Schulz (var. *hyperborea* и var. *oxyphylla* O. E. Schulz). В ранее исследованном

материале с о. Врангеля (гора Тундровая) нами установлено $2n=40$ (Жукова, 1965б). У образцов, зафиксированных в 1965 г. на о. Врангеля (б. Сомнительная) и в Чукотском нагорье, мы нашли $2n=42$. Возможно, в пределах секции *Cardaminella* Prantl имеются разные основные числа хромосом ($x=7$ и 10). Однако колебание числа хромосом в пределах *C. hyperborea* нуждается в проверке и подтверждении.

У *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. нами найдено число хромосом, отличное от известного в литературе для типической северо-европейской расы (Bowden, 1957). В то время как европейские растения имеют $2n=28$, у образцов из центральной части Чукотского нагорья $2n=14$; то же число определено и для *D. fruticosa* s. l. из Северной Америки (Bowden, 1957). Однако существенных морфологических отличий у растений Северо-Востока, как и у американских растений (Bowden, 1957), от европейского типа обнаружить пока не удалось.

Неожиданно высоким оказалось число хромосом ($2n=70$) у *Acomastylis rossii* (R. Br.) Greene; наиболее близкий род *Novosieversia*, с одним видом *N. glacialis* (Adams) F. Bolle, согласно определениям А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1960) и нашим (Жукова, 1965а), имеет $2n=28$. Оба вида родственного рода *Sieversia*, по ряду признаков уклоняющегося в сторону рода *Dryas*, имеют $2n=14$, что установлено А. П. Соколовской (1963) для *S. pentapetala* (L.) Greene и ею же для *S. pusilla* (Gaertn.) Hult. (Соколовская, 1963 г.). Таким образом, основное число хромосом у всех трех названных родов равно 7, причем оба вида *Sieversia* являются диплоидами, единственный вид *Novosieversia* — тетраплоидом, *Acomastylis rossii* — декаплоидом. Можно предполагать, что в пределах рода *Acomastylis* будут обнаружены и более низкие хромосомные числа.

Было проведено повторное, более тщательное кариологическое изучение популяции *Sanguisorba officinalis* s. l. на о. Врангеля. Наше первоначальное определение числа хромосом у этого вида ($2n=14$; Жукова, 1965б) оказалось ошибочным. Многочисленные повторные подсчеты на большом материале показали, что растения этого вида на о. Врангеля имеют $2n=28$.

Новое число хромосом ($2n=48$) определено и для вида водяной сосенки, условно определяемого нами (впредь до более детальных исследований) как *Hippuris vulgaris* L. s. l. Растение это произрастает на восточном побережье Чаунской губы (район поселков Апателъхино и Валькумей) поблизости с типичными *H. lanceolata* Retz. и *H. tetraphylla* L., но в отличие от них — на приморских террасах более высокого уровня, не затопляемых во время максимальных приливов или нагонных ветров, в окружении типично пресноводных растений. От *H. lanceolata* наши растения отличаются 8-членными мутовками листьев в надводной части стебля и пыльниками, расширенными в верхней их части, а не заостренными. От настоящей *H. vulgaris* (из более южных, лесных районов) отличается более короткими, постепенно заостренными листьями, числом не более 8 в одной мутовке. В литературе (A. Löve a. D. Löve, 1956, 1961) для *H. vulgaris*, как и для *H. lanceolata* (первоначально под названием *H. tetraphylla*), ранее приводилось число хромосом $2n=32$. Это же число установлено нами и для *H. tetraphylla* с восточного побережья Чаунской губы.

Определено число хромосом у *Primula arctica* Koidz. — вида, который ряд авторов объединяет с *P. tschuktschorum* Kjellm. У обоих видов соматическое число хромосом оказалось равным 22. Заметные отличия в морфологии *P. arctica* с о. Врангеля от чукотского вида *P. tschuktschorum* и новые данные о некоторых различиях в экологии этих двух видов (Тихомиров и Гаврилюк, 1966) удерживают нас от отождествления их.

У *Lagotis minor* (Willd.) Standl. с о. Врангеля $2n=22$. Образцы растений, исследованные А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1960) из окрестностей бухты Тикси, имеют $2n=44$. Сравнение гербарных образцов *L. minor* из Тикси и с о. Врангеля, а также наблюдения в природе над растениями *Lagotis* в этих двух пунктах позволили выявить у сравниваемых популяций некоторые морфологические различия. Популяция с о. Врангеля менее однородна: более половины всех растений в той или иной мере обнаруживают морфологические отклонения в сторону северопритихоокеанской *Lagotis glauca* Gaertn. Эти отклонения выражаются в значительно большей ширине листовой пластинки, большей надрезанности краев и в более резком переходе ее к черешку (иногда попадаются растения с почти сердцевидным основанием листьев, особенно напоминающие типичную *L. glauca*). Полиморфизм популяции *Lagotis* с о. Врангеля дал в свое время основание М. И. Назарову (1934) отнести часть растений к *L. glauca*. Растение, у которого брались корешки для кариологических исследований, отличается от растений из Тикси, но по комплексу признаков должно быть отнесено к *Lagotis minor*. В связи с новыми данными, кариосистематическая проработка всей группы *L. minor*—*L. glauca* приобретает особый интерес.

Из своеобразных гольцовых, подгольцовых и аркто-гольцовых видов диплоидами оказались: 1) *Claytonia arctica* Adams ($2n=10$; самое низкое число из известных для этого рода); 2) *Claytonia eschscholtzii* Cham. ($2n=16$), у несомненно родственного ему вида *C. acutifolia* Pall. ex Willd. $2n=32$; 3) *Arenaria tschuktschorum* Rgl. ($2n=22$); 4) *Delphinium pauciflorum* Reichb. ex Schlecht. ($2n=16$); 5) *Oxygraphis chamissonis* (Schlecht.) Freyn (= *R. chamissonis* Schlecht., $2n=16$), что совпадает с известным для родственного амфиатлантического вида, *Oxygraphis vulgaris* Freyn (A. Löve a. D. Löve, 1961); 6) *Dicentra peregrina* (Rud.) Fedde ($2n=16$); 7) *Corydalis arctica* M. Pop. ($2n=16$); 8) *Potentilla asperima* Turcz. ($2n=14$), а также большинство видов *Pedicularis* ($2n=16$; *P. adamsii* Hult., *P. capitata* Adams, *P. langsdorffii* Fisch. ex Stev.).

Несомненно, что дальнейшее кариологическое изучение растений Северо-Востока СССР даст много новых интересных данных, проливающих свет на происхождение некоторых характерных компонентов арктической флоры.

Л и т е р а т у р а

Жукова П. Г. (1965а). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. журн., 7. — Жукова П. Г. (1965б). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. журн., 9. — Назаров М. И. (1934). К флоре острова Врангеля. Тр. Гос. океанограф. инст., 3, 4. — Победимова Е. Г. (1959). Критические заметки по некоторым видам флоры СССР. Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР, 19. — Соколовская А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Вестн. ЛГУ, 15, 3. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1960). Распространение полиплоидных видов в Евразийской Арктике. Бот. журн., 3. — Тихомиров Б. А. и В. А. Гаврилюк. (1966). К флоре беринговского побережья Чукотского полуострова. В сб.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. — Bowden W. M. (1957). Cytotaxonomy of *Potentilla fruticosa*, allied species and cultivars. Journ. of the Arnold Arboretum, 28, 4. — Löve A. a. D. Löve. (1956). Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. Acta Horti Bot., 20, 4. — Löve A. a. D. Löve. (1961). Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. Opera Bot., 5. — Parker J. G. (1964). Chromosome numbers and taxonomic notes on western Canadian and arctic plants. Canad. Journ. Bot., 42, 4. — Tutin T. G. (1964). *Polygonum*. Flora Europaea, 1. — Wulff H. D. (1937). Die Polysomie der Chenopodiaceen. Planta, 26, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 V 1966)

УДК 581.132 : 582.542.3.

И. С. Малкина

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ СВЕТОВЫХ КРИВЫХ ФОТОСИНТЕЗА *CAREX PILOSA* L.

С 3 рисунками

I. S. MALKINA. ON THE VARIATION OF THE LIGHT-INTENSITY —
PHOTOSYNTHETIC RATE CURVES IN *CAREX PILOSA* L.

Вопросы существования и приспособленности растений нижнего яруса листовного леса к световому режиму местообитания очень интересны в связи с тем, что развитие их протекает в два отличных по световым условиям периода: 1) летний, когда кроны верхних ярусов затеняют нижние; 2) весенне-осенний, когда растения верхних ярусов находятся в безлистном состоянии и пропускают много света. В немецкой ботанической литературе эти периоды принято называть «Schatten» и «Licht» (теневого и светового).

Естественно предположить, что в эти два периода у травянистых растений в лесу, вегетирующих дольше, чем растения верхнего яруса, процессы фотосинтеза и накопления органического вещества протекают совершенно различно.

Даксер (Daxer, 1934), изучая фотосинтез *Fragaria vesca* и *Anemone nemorosa* в буковом лесу, нашел высокий и устойчивый положительный баланс органического вещества у них только весной, до распускания верхнего полога. Баланс этих растений летом становится отрицательным, а к осени — очень слабо положительным, по мнению автора, за счет уменьшения интенсивности дыхания. Однако в этой работе Даксер не показал, меняется ли на протяжении вегетационного периода степень светолюбия растений под пологом леса.

Со времени работ В. Н. Любименко известно, что условия выращивания влияют на характер световых кривых фотосинтеза растений одного и того же вида. Эти различия связаны как с перестройкой анатомической структуры листа (световая и теневая), так и с концентрацией пигментов.

Анатомические изменения могут появиться только в листьях, заложенных и выросших при новом световом режиме. Казалось бы, что изменения световых кривых фотосинтеза можно ожидать через длительный срок после изменения освещения. В связи с этим большой интерес представляет изучение приспособляемости к окружающим условиям фотосинтетического аппарата растений, испытывающих смену светового режима на протяжении 2—3 месяцев.

Осока волосистая *Carex pilosa* L. — типичное растение дубового леса, прекрасно растущее под его пологом. Новые побеги осоки появляются ранней весной, в июне заканчивают свой рост, осенью уходят под снег и весной следующего года могут еще

нормально ассимилировать. В июне эти побеги отмирают. Таким образом, в мае у осоки имеются как прошлогодние, так и новые побеги. Значит зимнезеленые побеги осоки подвергаются смене намеченных выше световых периодов. Надо отметить, что осока хорошо развивается и на лесосеках, претерпевая при этом некоторые морфологические изменения.

В данной работе мы попытались выяснить: 1) как происходит ассимиляция осоки волосистой в разное время года в связи с разными световыми условиями; 2) насколько лабильна приспособляемость осоки к свету.

Работа выполнена в Серебряноборском лесничестве в 1961—1963 гг. в лесу типа липо-дубняк кленово-лещинный волосистоосоковый (по определению С. А. Никитина, 1961).

Его краткая характеристика: 1) первый ярус состоит из дуба с примесью липы и клена, высота 16—18 м, сомкнутость 0.8; 2) подлесок, в основном из лещины, высотой 4—4.5 м, сомкнутость 0.8; 3) травяной покров: ведущую роль играет осока, встречаются медуница, ландыш, зеленчук. Покров 70%.

Определение фотосинтеза и дыхания проводилось по методу Л. А. Иванова и Н. Л. Коссович (1946) в 6-литровых ассимиляционных колбах, измерение освещенности люксметром Ю-16, калиброванным по стандартному источнику света.

Весной мы работали с перезимовавшими прошлогодними побегами, летом и осенью — со вновь образовавшимися побегами текущего года.

При получении световых кривых фотосинтеза весной низкие освещенности достигались затенением несколькими слоями марли, для получения высоких освещенностей летом растения с большим комом земли пересаживались в ящик и тут же переносились в более освещенные места.

В таблице приведены данные сезонной динамики фотосинтеза листьев осоки, а также средней освещенности по месяцам.

Весной, до распускания верхнего полога, на растения нижних ярусов попадает много солнечных лучей; в это время мы наблюдали самый высокий фотосинтез. С распусканием верхнего полога (начало июня) резко падает освещенность в лесу и интенсивность фотосинтеза. В течение лета интенсивность фотосинтеза постепенно повышается при постоянной средней освещенности. Осенью наблюдается небольшой подъем фотосинтеза, но интенсивность его остается ниже интенсивности фотосинтеза в весенний период. Освещенность в лесу осенью после опадения листвы почти не возрастает по сравнению с летней, что объясняется низким стоянием солнца над горизонтом в это время.

Судя по приведенным данным, интенсивность фотосинтеза весной, летом и осенью зависит в основном от условий освещения.

Для выяснения, насколько летняя освещенность лимитирует фотосинтез, а также для выявления величины светового насыщения фотосинтеза в разные периоды, мы получили ряд световых кривых, приводимых на рис. 1. На основании этих кривых можно заключить, что световое насыщение фотосинтеза перезимовавших побегов осоки весной (20 тыс. лк) выше, чем у побегов текущего года летом и осенью (10 тыс. лк). Весна 1963 г. была гораздо более светлая и солнечная, чем весна 1961 г.; весеннее световое насыщение фотосинтеза в 1961 г. было несколько ниже (прибл. 15 тыс. лк), чем в 1963 г.

Сезонная динамика фотосинтеза *Carex pilosa* L.

Показатели	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Наблюдаемый фотосинтез (в мг $\text{CO}_2/\text{г}/\text{час}$)	2.6±0.7	0.6±0.2	1.1±0.3	1.4±0.5	1.6±0.3
Количество определений	13	32	40	16	14
Средняя освещенность в тыс. люкс	26.0	3.1	2.4	2.0	2.0

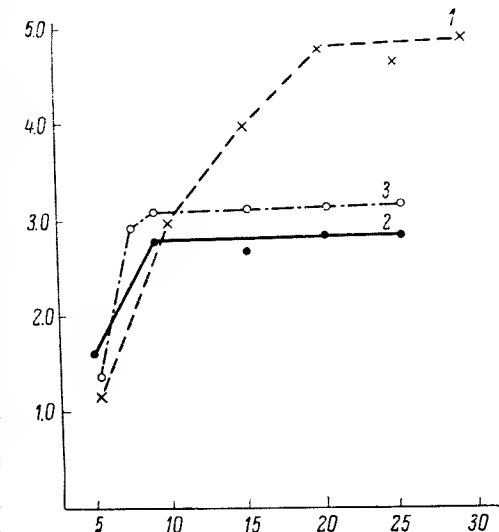


Рис. 1. Зависимость фотосинтеза *Carex pilosa* L. от освещенности в лесу весной, летом и осенью.

1 — весна, 2 — лето, 3 — осень. На оси абсцисс — освещенность в тысячах лк; на оси ординат — интенсивность фотосинтеза в мг/г/час.

Насколько же величина светового насыщения в каждый период соответствует имеющейся в это время освещенности?

Рассмотрение результатов определения фотосинтеза осоки показывает, что летом и осенью у побегов текущего года наиболее высокие интенсивности ассимиляции наблюдаются при освещенности 6—9 тыс. лк (условно «хорошая» освещенность). Если все случаи освещенности, встречающиеся в лесу с 8 до 16 часов в июне—августе, разбить на группы и выразить в процентах встречаемость каждой группы, то окажется, что на долю «хорошей» освещенности в это время приходится около 10% случаев, остальные освещенности — почти всегда ниже. Световое насыщение осоки в это время (9 тыс. лк) выше средней освещенности в лесу (2.5 тыс. лк). Подобный анализ данных определения фотосинтеза весной на побегах прошлого года показывает, что на долю «хорошей» освещенности (17—21 тыс. лк) приходится 25%, на долю освещенностей выше точки светового насыщения — 65% случаев.

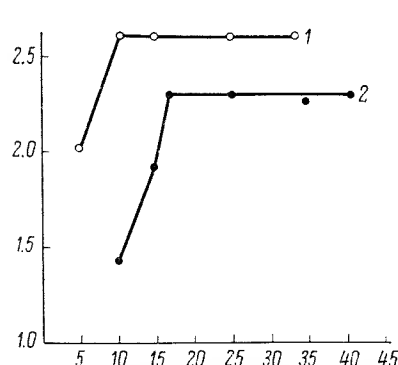


Рис. 2. Зависимость фотосинтеза *Carex pilosa* L., выросшей в лесу и на открытом месте, от освещенности.

1 — в лесу, 2 — на открытом месте. На оси абсцисс — освещенность в тысячах лк; на оси ординат — интенсивность фотосинтеза в мг/г/час.

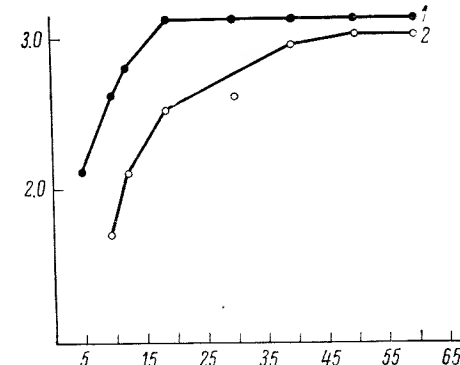


Рис. 3. Зависимость фотосинтеза *Carex pilosa* L., выросшей в лесу и на лесосеке, от освещенности.

1 — в лесу, 2 — на лесосеке. На оси абсцисс — освещенность в тысячах лк; на оси ординат — интенсивность фотосинтеза в мг/г/час.

Поскольку повышение светового насыщения мы наблюдали у перезимовавшей осоки, необходимо было проверить, не связано ли это с зимовкой или с возрастом растения. Для этого мы сравнили летние световые кривые новых побегов осоки, растущей в лесу, со световыми кривыми идентичных побегов осоки, пересаженной весной из леса на открытое место (рис. 2). Кроме того, в Теллермановском опытном лесничестве Воронежской обл. мы сравнили летние световые кривые осоки, растущей в лесу, со световыми кривыми осоки, растущей на лесосеке, расположенной рядом (рис. 3). Оказалось, что осока, выросшая на открытом месте, имеет более высокое световое насыщение (17 тыс. лк в Серебряном бору и 50 тыс. лк в Теллермане), чем в лесу (9 тыс. лк и 19 тыс. лк соответственно).

На основании всего изложенного видно, что приспособляемость осоки к сезонным изменениям световых условий в лесу проявляется в способности ее изменять степень светолюбия под влиянием той освещенности, в которой она находится. Однако приспособленность эта несколько относительная: при развитии осоки под пологом леса световое насыщение фотосинтеза ее выше, чем средняя освещенность там, при развитии же на прямом солнечном свете — ниже, чем средняя освещенность в этом месте.

Подметить какие-либо анатомические различия у осоки, выросшей при разных условиях освещения, мы не смогли. В недавней работе О. П. Осиповой (1963) показано, что изменение световых кривых фотосинтеза под влиянием изменения световых условий выращивания может быть связано не только с перестройкой анатомического аппарата, но и с изменением структуры пластид, а также с состоянием пигментов. По всей вероятности, нечто подобное происходит и у осоки.

Выводы

1. Осока, растущая под пологом дубового леса, на протяжении вегетационного периода подвергается смене световых условий, к которым приспособляется изменением своего светового насыщения и интенсивности фотосинтеза. Самое высокое насыщение (21 тыс. лк) и самый высокий фотосинтез (2.65 мг $\text{CO}_2/\text{г/час}$) мы наблюдали у осоки весной, когда в лесу больше всего света. Летом и осенью освещенность в лесу резко снижается, снижается также и световое насыщение (9 тыс. лк) и интенсивность фотосинтеза (1.20 мг $\text{CO}_2/\text{г/час}$).

2. Изменение характера световых кривых зависит не от возраста, а от условий произрастания. При пересадке осоки из-под полога леса на открытое место в течение одного вегетационного периода у нее увеличивается величина светового насыщения (с 9 тыс. до 15 тыс. лк в Серебряном бору, и с 19 тыс. до 50 тыс. лк в Теллермановском опытном лесничестве).

Работа выполнена под руководством Ю. Л. Цельникер.

Л и т е р а т у р а

Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. (1946). Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционной колбе. Бот. журн. СССР, 5. — Никитин С. А. (1961). Типы леса Серебряноборского лесничества. Тр. Лабор. лесовед., 2, 1. — Осипова О. П. (1963). Фотоустойчивость и функция фотосинтетического аппарата растений. В кн.: Проблемы экологии и физиологии лесных растений. — Дахер Н. (1934). Über die Assimilationsökologie der Waldbodenflora. Jahrb. Wiss. Bot., 80.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 21 V 1964).

УДК 581.526.427 : 551.453(575.0)

М. П. Петров

ПРОДУКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ КУСТАРНИКОВ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КАРА-КУМОВ

M. P. PETROV. THE PRODUCTIVITY OF SOME SHRUBS OF THE SOUTH-EASTERN PART OF KARA-KUMY DESERT

Определение продуктивности основных кустарников пустыни Кара-Кумы было проведено нами в 1935 г. в районе ст. Уч-Аджи в юго-восточных Кара-Кумах совместно с М. И. Курлюшкиным. Были изучены следующие наиболее обычные кустарники: черный саксаул *Haloxylon aphyllum*, белый саксаул *H. persicum*, борджок *Ephedra strobilacea*, черкез *Salsola richteri*, джугзгуны *Calligonum turkestanicum* и *C. setosum* и сингрен *Astragalus villosissimus*. Кроме того, был произведен учет зеленой массы псаммофильного злака селина *Aristida karelini*.

Для черного и белого саксаула было выбрано по три средних модельных куста для каждого класса с учетом степени густоты крон, т. е. густой, редкий, средний. Для других кустарников было взято по одному кусту для каждого класса.

Кусты спиливались у поверхности земли, затем производилось определение кормовой массы путем опищивания зеленых веточек (прошлогодние одревесневшие веточки не брались), которые и взвешивались в сыром и воздушно-сухом состоянии. Вес древесины определялся по разности общего веса и веса ассимиляционной массы.

При определении кормовой массы селина скашивание производилось на высоте 3—5 см от поверхности песка с последующим взвешиванием в сыром и воздушно-сухом состоянии.

В таблице даны определения запасов зеленой массы упомянутых выше растений по модельным экземплярам и средний процент усыхания древесной и зеленой массы модельных кустарников.

В таблице показаны средние данные потери влаги при усушке зеленой и древесной массы модельных кустарников в наиболее жаркое время года, в июне и в июле. Процент усыхания зеленой массы у различных кустарников колеблется от 10 до 60%, а древесной массы — от 5 до 20%. Черный саксаул содержит в себе много влаги как в древесине, так и в зеленой массе, наибольшее количество ее — в зеленых побегах и молодых веточках. Процент усыхания зеленой массы этого саксаула колеблется от 50 до 60%, древесной массы — от 12 до 19.5%. Белый саксаул содержит влаги значительно меньше, чем черный. Усыхание его зеленой массы колеблется в пределах 10%, в зависимости от класса и густоты зеленой массы: II класс усыхает на 35.3%, а VI класс — на 25.4%. У древесной же массы происходит обратное: II класс усыхает на 13.8%, а VI класс — на 22.2%.

Черкез в летнее время имеет небольшое количество зеленой массы, но процент усыхания также велик и колеблется от 22.3 до 40%, древесной массы — от 9.6 до 10%.

Борджок имеет также большой процент усыхания зеленой массы, колеблющийся от 31.9 до 48.7%. Древесная масса усыхает в зависимости от возраста и количества молодых побегов, первый класс на 29.4%, третий класс на 11.5%.

Чогон имеет большое количество зеленой массы, содержание воды в ней превышает на 10% и даже более содержание воды в зеленой массе черного саксаула. Зеленая масса II класса чогона усыхает на 67.3%, третьего класса — на 40.6%; усыхание древесной массы I класса — 22.1%, III класса — 13.1%.

Вес зеленой и древесной массы кустарников
в юго-восточных Кара-Кумах

Растения	Классы	Высота кустарника (в см)	Диаметр кроны (в см)	Площадь проекции кроны (в кв. м)	Вес зеленой массы (в кг)		Вес древесной массы (в кг)	
					в сыром состоянии	% усыхания	в сыром состоянии	% усыхания
<i>Haloxylon aphyllum</i>	II	260	300 220	5.17	8.29	58.3	27.42	12.7
	III	200	290 180	4.10	5.94	56.3	16.08	14.2
	IV	180	190 180	2.68	3.7	50.1	8.62	12.2
	V	140	140 140	1.54	1.45	54.3	5.71	19.5
	VI	90	90 80	0.57	1.16	54.5	0.69	19.3
<i>Haloxylon persicum</i>	II	250	300 290	6.89	2.24	35.3	19.94	13.8
	III	190	280 200	4.94	1.29	28.0	12.84	14.2
	IV	160	230 140	2.53	0.81	26.4	6.12	15.1
	V	120	160 100	1.26	0.62	26.2	2.60	18.7
	VI	30	100 90	0.71	0.29	25.4	1.44	22.2
<i>Salsola richteri</i>	I	210	240 150	2.83	0.08	22.3	6.08	9.6
	II	150	115 85	0.73	0.12	39.4	1.84	9.8
	III	80	80 60	0.37	0.04	40.0	0.21	10.3
<i>Aellenia subaphylla</i>	I	200	170 140	1.87	0.32	52.9	3.12	22.1
	II	170	110 90	0.71	1.10	67.3	1.03	13.9
	III	90	70 70	0.35	0.13	40.6	0.20	13.1
<i>Ephedra strobilacea</i>	I	125	380 300	8.93	3.89	31.9	10.90	29.4
	II	35	200 140	2.20	1.20	40.0	1.85	16.3
	III	60	80 70	0.44	0.32	48.7	0.31	11.5
<i>Calligonum turkestanicum</i>	I	135	190 170	2.53	0.47	45.5	4.38	11.2
	II	110	160 168	2.01	0.16	42.5	0.92	11.4
	III	60	110 100	0.87	0.07	21.9	0.52	15.8
<i>Calligonum setosum</i>	I	120	200 130	2.04	Зеленая масса отсутствует		10.95	6.8
	II	100	160 120	1.50	То же		1.84	10.3
	III	60	120 30	0.76	»		0.72	12.8
<i>Astragalus villosissimus</i>	I	100	80 70	0.44	0.32	10.0	—	—
	II	70	60 50	0.23	0.10	13.4	—	—
	III	50	30 25	0.07	0.04	14.3	—	—

Джузгун *Calligonum turkestanicum* зеленой массы имеет очень немного, но усыхание ее у растений I класса также велико — 45.5%, у III класса — 23.9%, усыхание древесной массы растений I класса — 11.2, III класса — 15.9%. Другой вид джузгуна *C. setosum* зеленой массы не имеет; в летнее время усыхание древесной массы его колеблется в пределах от 6.8 до 12.3%, в зависимости от состояния куста.

Наши наблюдения не являются исчерпывающими и могут быть использованы только как материал для приближенной оценки кормовых запасов кустарниковой растительности. Но, учитывая, что до настоящего времени в литературе нет данных по этому вопросу, мы все же сочли возможным опубликовать давно собранный нами материал в надежде, что он может быть использован при дальнейших исследованиях продуктивности Кара-Кумов.

Приводимые нами данные о продуктивности некоторых растений юго-восточных Кара-Кумов довольно сильно отличаются от цифр, недавно полученных К. Г. Антоновой (1965), изучавшей урожай зеленой массы белого саксаула и джузгуна туркестанского на южной окраине центральных Кара-Кумов на стационаре Института пустынь Академии наук Туркменской ССР (в районе колодца Каррыкул). Полученные нами в юго-восточных Кара-Кумах показатели продуктивности обоих указанных видов оказываются более высокими по сравнению с аналогичными данными для южной окраины центральных Кара-Кумов.

Поскольку методика работ была в общих чертах сходна в том и другом случае, удалось установить, что одни и те же виды, по в разных природных условиях при одинаковых размерах кроны могут давать очень различное количество зеленой массы.

Отсюда следует, что при составлении таблицы запасов зеленой массы кустарников выбор модельных экземпляров и определение валового запаса кормовой массы должны быть сделаны для каждого типа пастбищ в отдельности, так как изменение условий местообитаний сильно сказывается на характере развития растений, обуславливая тот или иной характер кроны, их густоту и т. п., а в соответствии с этим и различные количества зеленой и древесной массы кустарников.

Л и т е р а т у р а

Антонов К. Г. (1965). Определение урожая массы на некоторых кустарниках-псаммофитах по промерам. В сб.: Рациональное использование пустынных пастбищ. Изд. «Наука» УзССР. Ташкент.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 18 IV 1966).

К. А. Котт

УДК 57 : 582.998

НОВОЕ В БИОЛОГИИ СОРНОГО ВАСИЛЬКА *CENTAUREA PHRYGIA* L.

К. А. КОТТ. SOME NEW FACTS RELATING TO THE BIOLOGY OF THE WEED CORNFLOWER *CENTAUREA PHRYGIA* L.

На лесных и закустаренных лугах и по опушкам лесов встречается грубостебельный сорняк — василек фригийский. Корень у него вначале стержневой, укороченный, деревянистый. С возрастом из почек у основания стебля и из корневой шейки образуются косо залегающие корневища 3—5 см длины и 0.5—1 см толщины, от более молодых частей которых отходит масса утолщенных, крепких на разрыв, деревянистых корней длиной до 25 см. После образования на корневище плодоносящего стебля верхняя часть корневища отмирает, а новый стебель образуется из пазушной почки на оставшейся части корневища, что ведет к его разветвлению. Почки образуются также у основания плодоносящих стеблей на месте листовых следов; часть почек уже ко второй декаде июля трогается в рост. Таких почек закладывается по несколько штук у основания стебля. Образование плодоносящих стеблей из почек у основания отмерших стеблей и на корневищах ведет к формированию кустовой формы растения. Главный корень с возрастом отмирает, его замещает масса придаточных корней.

10 июля 1963 г. в Звенигородском районе Московской области были подрезаны корни у многих растений василька фригийского на глубине 3—4 см. На всех подрезанных корнях вблизи среза образовались розетки листьев: на нитевидных корнях по одной, а на более толстых по 2—3—5 штук. В 1964 г. из более мощных розеток образовались плодоносящие стебли, а у остальных продолжалось увеличение количества листьев в розетках. Следовательно, у поликарпического растения василька фригийского плодоносящие стебли развиваются по типу озимых растений.

Подобно васильку луговому, биология которого охарактеризована нами в № 5 «Ботанического журнала» за 1962 г., василек фригийский — стержнекорневое в молодом возрасте и кистекарневое в период старения растения целинных мест — относится к биологическому типу усложненных стержнекорневых растений.

В ненарушенном состоянии возобновление василька фригийского происходит из пазушных почек, образующихся у основания плодоносящих стеблей и из почек на косо залегающих корневищах. При подрезке корней с удалением корневищ почки возобновления образуются на корнях вблизи срезов.

Таким образом, свойство корнеотпрысковости у василька фригийского находится в скрытом (латентном) состоянии и проявляется только после механического удаления корневищ и подрезки части корней.

Московское отделение Всесоюзного
научно-исследовательского
института сельскохозяйствен-
ной микробиологии.

(Получено 25 V 1965).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9 : (571.53)

М. Г. Попов и В. В. Бусик

Конспект флоры побережий озера Байкал.

Изд. «Наука». М.—Л., 1966, 216 стр., 15 рис.

Тираж 1200 экз. Ц. 1 р. 35 к.

V. P. BOTSCHANTZEV, V. I. GRUBOV AND S. J. LIPSCHITZ. M. G. POPOV
AND V. V. BUSIK. A SYNOPSIS OF THE FLORA OF THE BAIKAL LAKE SHORES. 1966

Каждая книга и большинство статей, выходящих в свет из-под пера М. Г. Попова, представляли интересное явление в отечественной ботанике. Все его работы характеризовались богатством идей, новизной фактического материала, яркостью и четкостью содержания и изложения. Они будили мысль исследователей. С такой же привычной меркой мы подошли и к рецензируемому сочинению, которое, однако, глубоко нас разочаровало и огорчило. Почему, — это станет ясным из критического анализа книги. Прежде чем перейти к нему, рассмотрим содержание «Конспекта флоры побережий озера Байкал» (в дальнейшем изложении для краткости именуемого «Конспектом»).

«Конспект» складывается из следующих глав: предисловия, истории исследования, физико-географической характеристики побережий оз. Байкал (принимаются 7 районов), конспекта флоры (виды, перечисляемые в «Конспекте», не пронумерованы и поэтому привести статистику флоры затруднительно), списка литературы и приложения (addenda). В приложении даны диагнозы (на латинском языке) новых таксонов. Как явствует из предисловия, в «Конспекте» «... сделана попытка дать полную сводку богатой и самобытной флоры побережий и гор озера Байкал». Для написания сводки В. В. Бусик использовала составленные М. Г. Поповым (в 1954 г.) списки растений отдельных районов побережий оз. Байкал, а также определения растений, оставленные ученым на гербарных листах. Кроме того, В. В. Бусик постоянно пользуется известной двухтомной «Флорой Средней Сибири» М. Г. Попова, опубликованной в 1957 и 1959 гг., уже после смерти ее автора.

Возражать против желания свести воедино оставшееся литературное и гербарное наследство М. Г. Попова не приходится. Но исполнителю этого (В. В. Бусик) необходимо было знать и помнить о следующих обстоятельствах. Во-первых, составленные М. Г. Поповым списки растений побережий оз. Байкал были черновыми. Во-вторых, определения растений, сделанные М. Г. Поповым, носили в значительной части предварительный характер. В-третьих, сама «Флора Средней Сибири» осталась недоработанной вследствие преждевременного ухода из жизни ее автора, который безусловно в процессе подготовки рукописи к печати и в корректурах исправил бы существенные погрешности. Во «Флору Средней Сибири» включены некоторые новые таксоны как видового, так и подвидового рангов, носящие провизорный характер. В труде этом не всегда соблюдены правила номенклатуры и, в частности, приоритета, не выдержана в едином плане синонимика, встречаются противоречия и т. п.

Можно было бы приветствовать работу, проделанную В. В. Бусик по «Конспекту», если бы она подошла критически к «сырым» материалам и литературным источникам, находившимся в ее распоряжении. Но для этого необходимо было вооружить современных знаний и методов систематики и флористики. К сожалению, В. В. Бусик, как будет на примерах показано дальше, взялась за весьма ответственное дело, не обладая элементарными знаниями в нем. В результате получилось чисто механическое, некритическое, нередко безграмотное соединение «надерганных» из рукописных и литературных источников кусков, выдаваемое за «Конспект», первым автором которого стоит М. Г. Попов. А между тем можно с уверенностью сказать, что блестящий систематик нашей эпохи и большой эрудит, М. Г. Попов никогда бы не опубликовал такого «Конспекта».

Таким образом, первый вывод, который необходимо сделать из вышесказанного, это то, что М. Г. Попов никогда не писал «Конспекта» и не несет ответственности за него. Единственным автором этого «труда» является В. В. Бусик.

Покажем теперь на ряде примеров, число которых можно было бы при желании увеличить во много раз, ошибки, неграмотность и неряшливость рецензируемой книги. К ним мы относим.

1. Отсутствие четкого критерия вида; объем его весьма различен. Наряду с хорошо морфологически и географически очерченными таксономическими единицами в книге фигурируют в качестве видов крупные линейные, имевшие признание в прошлом веке, но давно и обоснованно разделенные на вполне обособленные виды. Так, В. В. Бусик приводит *Saussurea schanginiana* (Wydł.) Fisch. (стр. 175), в синонимы которой правильно ставит *S. pygmaea* auct., по Spreng. И тут же одновременно (стр. 176) помещается западноевропейский вид *S. pygmaea* Spreng.

2. Упоминание в «Конспекте» множества разновидностей и форм М. Г. Попова, частью намеченных им предварительно в гербарии, многие из которых не имеют принципиального значения и требовали критической доработки. В конце книги, в приложении, В. В. Бусик их узаконила (т. е. привела латинские описания). Их насчитывается 53. Но с другой стороны, включив в «Конспект» пигде не описанные виды М. Г. Попова, В. В. Бусик не позаботилась дать им латинские описания, что не успел сделать автор из-за смерти. Из таковых укажем: *Phlojodicarpus eudauricus* М. Поп. (стр. 120), *Papaver novokschonovii* М. Поп. (стр. 126), *Eritrichium baicalense* М. Поп. (стр. 146), *Dracosephalum pseudofragile* М. Поп. (стр. 150), кстати на рисунке 13 (стр. 149) в подписи он фигурирует как *D. fragile* Turcz. var. *crenatum* М. Поп., *Salix stenolvida* М. Поп. (стр. 182), *Betula submiddendorffii* М. Поп. (стр. 190), *B. barguzinensis* М. Поп. (стр. 193), *Corispermum bardunovii* М. Поп. (стр. 200).

Кроме того, в «Конспекте» помещены не описанные таксоны более крупного порядка — трибы, секции, подсекции, подроды. Из них укажем подсекцию *Roegneriaopsis* М. Поп. рода *Agropyrum* Gaertn. (стр. 43); секцию *Pseudotenageia* (V. Krecz. et Gontsch.) М. Поп. рода *Juncus* L. (стр. 59, без базиса); секции *Eucaltha* М. Поп. (название по правилам следовало изменить) и *Hydrocaltha* М. Поп. рода *Caltha* L. (стр. 67); трибы *Actaeae* М. Поп. (стр. 75) и *Thalictraeae* М. Поп. (стр. 76) сем. *Ranunculaceae*; подсекцию *Plathyphyllae* М. Поп. рода *Stellaria* L. (стр. 109); подроды *Lithosciadium* (Turcz.) М. Поп. и *Eucnidium* М. Поп. (также следовало изменить название) рода *Cnidium* Cuss. (стр. 119); секцию *Pseudozeris* М. Поп. рода *Crepis* L. (стр. 178) и другие.

По-видимому, В. В. Бусик не вполне отчетливо представляет себе, что любая таксономическая единица только тогда законна, когда она описана в соответствии с правилами номенклатуры.

3. Включение в «Конспект» ряда видов на основании старых литературных данных, не подтвержденных позднейшими гербарными образцами. Таковы, например, некоторые виды, указанные И. Георги (сравните *Stipa pennata* L., стр. 33).

4. Ненужная «научность» «Конспекта», созданная путем включения в него внутрисемейственных (подсемейства, трибы) и внутривидовых (подроды, секции, ряды) единиц. Большой частью они взяты (списаны) из «Флоры Средней Сибири», где М. Г. Попов провел это для обоснования и изложения своей оригинальной системы растений. Частично эти подразделения не критически дополнены таксономическими единицами, выделенными другими, позднейшими авторами, часто придерживающихся диаметрально противоположных взглядов. При этом наблюдается непоследовательность и, например, для некоторых родов внутривидовые системы не приводятся. Так, для рода *Asplenium* (стр. 18) даны секции, а для рода *Dryopteris* (стр. 17) их нет. В род *Dryopteris* (стр. 18) вдруг включается (в качестве представителя особого рода!) *Gymnocarpium remoti-pinnatum* (Hayata) Ching (= *Dryopteris linneana* auct. Fl. sib.), а *Thelypteris* и *Phegopteris* не выделены. Перенесение в «Конспект» громоздкого аппарата внутрисемейственных единиц привело только к лишним ошибкам. Например, в сем. *Chenopodiaceae* приведено подсем. *Cyclolobeae* (именно так, а не *Cyclobaeae* как полагается) с рядом триб, в том числе и с трибой *Salsolaee*, хотя всем известно, что последняя относится уже к другому подсем. *Spirolobeae*, а его-то в «Конспекте» и нет (стр. 201). Названия многих надвидовых таксонов (секций, подродов) устарели и не соответствуют современным номенклатурным правилам и последним опубликованным монографиям. Таковы, например, многократно встречающиеся названия секций или подродов с приставкой *Eu* (например, *Euasplenium* Diels, *Euequisetum* Sadl., *Euranunculus* М. Поп., *Euscorzonera* DC. и т. д.).

5. Полное непонимание положений номенклатурного кодекса, в частности правил приоритета. В связи с этим в «Конспекте» фигурируют в качестве отдельных (самостоятельных) единиц наряду с видами под биномиальными названиями они же, но как подвиды или разновидности других видов, более крупно понимаемых отдельными авторами. Например (стр. 30), наряду с *Agrostis mongholica* Roshev., приводится *A. alba* L. var. *mongholica* (Roshev.) М. Поп.

Часто дается сомнительная, непродуманная синонимия. Например: *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) V. Krecz. — *Atropis tenuiflora* (Turcz.) Griseb. (стр. 36); *Festuca lenensis* Drob. — *F. ovina* var. *lenensis* Drob. — *F. sulcata* Hack. (стр. 40); *Oxytropis nixotricha* Bge. — *Astragalus bullarius* Pall. (стр. 93); *Pedicularis sibirica* Vved. sp. n. (так!) — *P. comosa* auct. Fl. sib. (*P. kaufmannii* Pinzger), далее говорится — «Особая сибирская раса, отличная и от восточноевропейской равнинной (*P. kaufmannii* Pinzger) и от горной средневропейской (типичной *P. comosa* L.)» (стр. 156); *Cirsium serratuloides* DC. — *Carduus serratuloides* L. — *Cirsium asiaticum* Schischk. — *C. serratuloides* Ledeb. по Scop. (стр. 174); *Ranunculus smirnovii* Ovcz. числится в синонимах *R. borealis* Trautv., а ниже приведен как самостоятельный, эндемичный вид (стр. 74).

Отсутствуют, в тех случаях, когда они необходимо должны быть, ссылки на базисные (например, при *Athyrium spinulosum* [Maxim.] Milde, стр. 18; *Larix dahurica* [Turcz.] Trautv. стр. 24 и др.). Многие комбинации представляют собою настоящие ребусы, например *Luzula pilosa* (Willd.) L. (стр. 59). Для некоторых новых комбинаций (ср. приложение к «Конспекту» № 16, 19а, 39, 47а) вновь приводится ненужное в данном случае латинское описание таксона со ссылкой на новый типовой образец, что является незаконным и вносит лишь путаницу. Не соблюдены законы приоритета. Под устарелыми названиями приведены роды *Struthiopteris* (следует *Matteuccia*) (стр. 17); *Avenastrum* (нужно *Helictotrichon*) (стр. 34); *Diplachne* (следует *Cleistogenes*) (стр. 36); *Krascheninnikowia* (нужно *Pseudostellaria*) (стр. 110).

Сочетания авторов некоторых таксонов вызывают улыбку и удивление; «классический» пример — «Секция *Inermis* Boiss. et V. Petrov» в роде *Convolvulus* (стр. 143).

Всюду утверждается часто сомнительный приоритет И. Георги, но для *Gueldenstaedtia* приводится видовой эпитет не Георги (*G. verna* [Georgi] Boriss.), а более поздний Палласа (стр. 89).

6. Критические примечания ко многим видам разных родов (*Valeriana*, стр. 161, *Leontopodium*, стр. 165, и др.) списаны целиком из других источников, например из «Флоры СССР» без оговорки и без ссылки на автора.

7. Исключительная неряшливость «Конспекта», отсутствие единого образца и плана в принятом изложении. Так, в одних случаях указывается место первоописания вида (правда, обычно без точной ссылки на том, страницу и год издания), в других его нет; из множества примеров укажем на *Larix sibirica* Ledeb. var. *lenensis* DuRoi (?), стр. 24. Иногда дается синонимия, иногда нет. Между тем точная обязательная ссылка при каждом виде на некоторые основные источники внесла бы стройность в «Конспект» и значительно облегчила бы пользование им для сравнения и сопоставления. Это следовало обязательно провести хотя бы для таксонов, не вошедших во «Флору СССР», т. е. позднее описанных или иначе трактуемых.

Книга пестрит множеством опечаток. В «Конспекте» умудрились на стр. 50 пропустить подрод *Vigneae* и секцию *Unciniiformes* рода *Carex* с многочисленными входящими в нее видами, т. е. целую страницу текста. Правда, на листе исправлений они перечисляются, но без подробных данных, отчего пользуемся «Конспектом» не становится легче. В некоторых названиях таксонов (рядов, родов, видов и др.) наличествуют искажающие смысл опечатки, свидетельствующие не только о незнании В. В. Бусик латинского языка, но и о полном непонимании объектов, которыми она с легкостью оперирует. Бусик упорно приводит для названий некоторых рядов (серий) вместо правильного окончания «es» — «is», что абсурдно. Например, правильное название ряда «*Nudicaules* N. Busch» дано как «*Nudicaulis* N. Busch». Это не является случайной опечаткой (ср. названия серий на стр. 115, 132, 144 и др.). То же наблюдается и с другими названиями секций и рядов: для рода *Erigeron* указываются секции *Platyglossae* Botsch., по одновременно и *Siphonoglossa* Botsch. (стр. 164); для рода *Artemisia* — ряд *Dracunculi veri* DC., но дальше *D. parviflora* DC. (стр. 168 и 169) и т. д. Мы не задаемся целью собрать в нашей рецензии все опечатки, ими пестрит «Конспект». Укажем лишь еще, что *Lonicera pallasi* Ledeb. (стр. 160) приведена два раза; *Salix brachypoda* (Trautv. et Mey.) Kom. фигурирует под эпитетом *S. prachypoda* (стр. 185), и т. д.

8. Литература, приведенная автором, в идеале могла быть очень полезной сводкой, отчасти дополняющей известный классический труд Д. И. Литвинова «Библиография флоры Сибири» (1909). Однако во многих случаях она описана не «de visu», а взята из вторых или третьих рук; какому-то таинственному Гутвинскому (Gutwinski) приписан анонимный список (на латинском языке) растений, собранных около Иркутска в Даурии и на Байкале. Несомненно, как выяснил С. Ю. Лишниц, этот список составлен Н. С. Турчаниновым. Описания печатных и рукописных источников составлены библиографически неправильно. Отсутствуют точные указания страниц, нередко выпусков или номеров журнала и т. д. Часто приводятся работы, не имеющие прямого отношения к теме, например работы П. А. Баранова «Материалы по эмбриологии орхидных» (1924), Е. М. Лавренко «Вопрос о взаимоотношениях леса и степи на новом этапе» (1950) и др. Вместе с тем ряд важных работ, касающихся оз. Байкала и его флоры, пропущен. Например, не приведены XII том (дополнения и исправления) «Флоры Западной Сибири» П. Н. Крылова, вышедший в двух полутамах (1961, 1964), «Конспект флоры МНР» В. И. Грубова (1955), «Флора Азиатской России» под редакцией Б. А. Федченко (1912—1924), «Флора Сибири и Дальнего Востока» (1913—1931) и многие другие. Работы, помещенные в «Ботанических материалах Гербария Ботанического института АН СССР» (тт. XII—XXII), относящиеся к флоре Байкала, за редким исключением, не расписаны по авторам и не цитируются. Также не упоминаются «Систематические заметки Гербария Томского университета» и т. д., и т. п.

9. Лишь неуважением к лицам, пользующимся «Конспектом», можно объяснить отсутствие указателя всех таксонов, помещенных в нем. Это тем более недопустимо, что «Конспект» расположен не по общепринятой и широко известной системе Энглера, а по системе М. Г. Попова, мало кому знакомой. Отсутствие указателя весьма затрудняет быстрое наведение справок в «Конспекте».

Таким образом, «Конспект» в том виде, в каком он выпущен в свет, по нашему мнению, представляет несомненный научный брак. Может быть В. В. Бусик в ее работе над «Конспектом» руководили самые лучшие намерения, но итог получился крайне печальный. Редакторами «Конспекта» числятся Б. К. Шишкин (умерший в 1963 г.) и К. А. Соболевская. Всем известно, что Б. К. Шишкин был чрезвычайно опытным и

добросовестным редактором. Несомненно, что если бы ему пришлось поработать над «Конспектом», текст последнего был бы коренным образом улучшен и грубейшие ошибки, которыми он пестрит, устранены и исправлены. Совершенно ясно, что Б. К. Шишкин не принимал непосредственного участия в редактировании книги и не вел корректуры ее. Тем более ответственной становится роль единственного действительного редактора «Конспекта» — К. А. Соболевской. На нее, так же как на единственного автора «Конспекта» (В. В. Бусик) падает вина за публикацию недоброкачественной книги, компрометирующей память двух замечательных советских ботаников — М. Г. Попова и Б. К. Шишкина.

В. П. Бочанцев, В. И. Грубов и С. Ю. Липшиц.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 III 1966).

УДК 581.9(474.2) : 502.72/58)

Я. Эйларт, А. Ёйге. Вийдумяги — заповедник
редких растений. Главное управление
лесного хозяйства и охраны природы
Совета министров Эстонской ССР.
Изд. «Ээсти Раамат». Таллин, 1965, 40 стр.,
с 14 рис. (фото). Ц. 5 коп.

E. M. LAVRENKO. J. EILART, A. ÕIGE. VIJDUMIAGI, A RESERVATION OF RARE
PLANTS. 1965

Эта маленькая научно-популярная, по цене общедоступная брошюра очень хорошо написана. В известной мере она может служить образцом научно-популярной книжки о природных заповедниках.

Урочище Вийдумяги (Вийдуская гора), являющееся заповедником, находится на эстонском острове Сааремаа; это — наиболее возвышенное место острова. На вершине и склонах возвышенности растет сосновый лес, местами с примесью дуба и других широколиственных пород, а у подножья располагаются ключевые болота. И в лесу, и на болотах встречается много редких растений; некоторые из них в пределах СССР обитают только на о. Сааремаа, в том числе и в этом заповеднике.

В лесу произрастают из более редких древесных пород — *Malus silvestris*, теперь очень редкая в Эстонии, *Taxus baccata*, *Sorbus aria*, дикорастущая в СССР только в Эстонии и в Карпатах; из лиан — *Hedera helix*; из травянистых растений — *Oxytropis pilosa*, *Vicia cassubica*, *Hypericum montanum*, редкий гибридный вид хвоща — *Equisetum trachyodon*; из указанных видов *Oxytropis pilosa* — степное растение.

На болотах и сырых лугах из редких растений встречаются: насекомоядное *Pinguicula alpina*, *Juncus subnodulosus*, который в СССР встречается только в этом заповеднике и еще на западе Украины,¹ эндемичный вид Сааремаа — *Rhinanthus ösiliensis*, а также многочисленные представители орхидных — *Liparis loeselii*, *Ophrys insectifera*, *Eripactis palustris*, *Gymnadenia odoratissima* и др. Изредка встречается в заповеднике еще одно орхидное с крупными цветками — *Cypripedium calceolus*, находящееся в Эстонии наряду с другими редкими растениями под охраной.

В этой книжке кратко рассказана история растительного населения о. Сааремаа, который находился под толщей материкового льда во время четвертичных оледенений (в том числе и последнего) и под водой Анцилового озера в начале голоцена. Относительно каждого растения сказано: о его общем распространении (в том числе и в Эстонии), об условиях его обитания в заповеднике, о времени появления на о. Сааремаа, в ряде случаев об использовании в быту у населения и пр. Все это изложено очень просто и доступно.

Попутно с характеристикой флоры и растительности сообщаются сведения об истории ботанического изучения острова, о народных преданиях, связанных с территорией заповедника и его окрестностей, об исследователях фольклора и других моментах культурной истории острова. Вся эта книжка полна любви к родной природе и культурной истории страны.

Издана брошюра довольно хорошо; большинство фотографий с изображениями растений удовлетворительны, ландшафтные снимки репродуцированы хуже. Книжка — в яркой красочной обложке, на которой изображены веерин башмачок, плющ и погребок эзельский.

¹ В рецензируемой работе указывается, что *Sorbus aria* и *Juncus subnodulosus* (= *J. obtusiflorus*) встречаются в пределах СССР только в Эстонской ССР; однако по современным данным (см. «Визначник рослин України», 2-е изд., 1965, стр. 147 и 353), эти виды произрастают и в западной части Украинской ССР.

Эта маленькая книжечка о «живых ископаемых» растениях о. Сааремаа, написанная с научной достоверностью и в то же время доступно для любого читателя, заставляет вспомнить о замечательной научно-популярной книжке, давно сделавшейся библиографической редкостью, выдающегося советского ботаника Б. М. Козо-Полянского «В стране живых ископаемых» (1931),¹ в которой этот ученый с научной точностью и в то же время увлекательно и доступно для всякого читателя со средним образованием описал замечательный в ботаническом отношении район распространения так называемых «сниженных альп» на Среднерусской возвышенности. Эта книжка Б. М. Козо-Полянского опубликована в очень посредственном полиграфическом оформлении в 1931 г. и до сих пор, к большому сожалению, не переиздавалась.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

УДК 581.331.2/.001.11

G. O. W. Kremp. Morphologic Encyclopedia
of Palynology. An international Collection
of Definitions and Illustrations of Spores and Pollen.

The University of Arizona Press:
Tucson 1965 : 1—185, plate 1—38.

(Г. О. В. Кремп. Морфологическая
энциклопедия палинологии.
Всемирная сводка определений
и иллюстраций спор и пыльцы, 1965).

L. A. KUPRIANOVA. G. O. W. KREMP. MORPHOLOGIC ENCYCLOPEDIA
OF PALYNOLOGY. AN INTERNATIONAL COLLECTION OF DEFINITIONS AND
ILLUSTRATIONS OF SPORES AND POLLEN. 1965

Палинология — одна из самых молодых областей ботаники, но развивается она интенсивно особенно в послевоенные годы. Работы по описанию пыльцы и спор современных и особенно ископаемых растений публикуются уже более чем в 1200 журналах различных стран. Палинологическая литература постепенно обременяется все большим и большим количеством новых терминов на многих языках мира. Терминологические трудности часто становятся камнем преткновения в работе, данные палинологии становятся иногда малодоступными не только для специалистов смежных областей — ботаников-систематиков, палеоботаников и геологов, но и для самих палинологов.

Энциклопедия палинологии будет служить настольной книгой каждого палинолога. Энциклопедия содержит 1280 палинологических терминов, 1650 оригинальных их определений, 560 примечаний, 822 иллюстрации, заимствованные из 70 публикаций. Перечень этих цифр убедительно показывает объем работы.

Книга издана большим форматом (28 на 22 см), крупный шрифт приятен для чтения, удачен и подбор иллюстраций.

В Энциклопедии все термины, как латинские, так и английские, расположены по алфавиту. Каждый термин снабжен грамматическими формами, этимологией, иногда указывается и орфографический вариант термина. За сокращением — cf. (сравнение) следует перечисление близких терминов. Например, для термина апертура перечислено около 400 близких терминов, а для поры — 86. Различные определения терминов, переведенных с других языков на английский, систематизированы и даны в хронологическом порядке.

Выход в свет Энциклопедии несомненно окажет организующее воздействие, а также в значительной мере облегчит работу палинологов при описании современных и ископаемых пыльцы и спор, предотвратит от создания новых терминов, повторяющих старые.

Книга может быть использована палинологами различных направлений, студентами, ботаниками-систематиками и геологами.

Л. А. Купрянова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 V 1966).

¹ Воронежские ботаники предполагают переиздать это классическое произведение нашей научно-популярной литературы.

Savvalas ziedi. M. Kundziņa foto, E. Vimbas teksts.
Izdevniecība «Liesma», Rīga, 1965.
(Дикорастущие цветы. М. Кундзинь — фото,
Э. Вимба — текст. Издательство «Лиезма», Рига, 1965).
На латышском и русском языках.
Тираж 25 тыс. экз. Ц. 1 р. 19 к.

F. П. ВАКНТЕУЕ V. SAVVALAS ZIEDI. M. KUNDZIŅA FOTO, E. VIMBAS TEKSTS.
1965. (WILD FLOWERING PLANTS. PHOTOS BY M. KUNDZIN, TEXT BY E. VIMBA.
1965)

Популяризация родной природы, воспитание среди населения бережного, любовного отношения к ее богатствам является одной из основных задач научной общественности. Только недавно, в январе текущего года, состоялось обсуждение на заседании Совета Всесоюзного ботанического общества (ВБО) вопроса о пропаганде ботанических знаний. Рецензируемая книга представляет собой как бы прямой отклик на обращение ВБО об оживлении издательской деятельности, связанной с популяризацией флоры и растительности.

В альбоме помещены цветные и частично черно-белые фотографии 86 видов цветущих растений, сопровождаемые кратким текстом. Фотоснимки принадлежат М. Кундзиню, а текст Э. Вимба.

Растения расположены скорее всего в фенологическом порядке. Так, открывая альбом и познакомившись с кратким введением на латышском и русском языках, читатель сразу же встречается с превосходной цветной фотографией цветущего побега лещины и кратким 6-полустрочным текстом, русский перевод которого помещен под соответствующим номером в конце альбома. Затем следуют ива, печеночница, ветреница, белокопытник, калужница и т. д., кончая цикорием, ромашкой пахучей, бересклетом, вереском и, наконец, белозором.

Разумеется, далеко не все и даже не большинство обычных видов цветковых растений нашли свое место в альбоме. Здесь нет, например, мать-и-мачехи, подорожника, лютика, репейника, тополя, черемухи и других. Тем не менее рецензируемая работа представляет собой прекрасное иллюстрированное пособие, способное привить любовь к растениям и популяризирующее ботанические знания. Из очень лаконичного, но достаточно содержательного текста читатель может узнать о том, где растет данный вид, чем он может быть полезен, чем особенно выделяется среди других растений и т. д. Например, подпись к рисунку сон-травы содержит следующее: «... обитает в сосновых лесах (борах) на песчаных солнечных склонах. Любуясь красивыми цветами, не будем забывать, что растение содержит ядовитые вещества, которые могут вызвать воспаление кожи». Или: «Кислицу обыкновенную знают все. Листья ее содержат щавелевокислый кальций, а также витамин С. Однако из-за обильного содержания щавелевокислого кальция кислицу употреблять в большом количестве не рекомендуется. Вечером и в дождливую погоду листья кислицы смыкаются».

За единичными исключениями, качество фотографий довольно высокое. Они отпечатаны на хорошей плотной бумаге. Обложка альбома мягкая, снабжена очень привлекательной красочной суперобложкой.

К сожалению, цена альбома не соответствует задаче массового издания; необходимо это учесть и в будущих изданиях добиваться значительного ее снижения.

Пример латышских ботаников и художников, осуществивших это прекрасное издание, заслуживает полного одобрения и подражания.

Ф. Х. Бахтеев.

(Получено 17 II 1966).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 001.92158 : 006.22/006.3

ОБСУЖДЕНИЕ ВОПРОСА О ПОПУЛЯРИЗАЦИИ БОТАНИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ НА РАСШИРЕННОМ ЗАСЕДАНИИ СОВЕТА ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА 20 ДЕКАБРЯ 1965 г.

A. M. SEMENOVA-TJAN-SHANSKAYA AND A. A. YUNATOV.
A DISCUSSION ON THE PROBLEM OF POPULARIZATION OF BOTANICAL KNOWLEDGE
AT THE BROADENED ASSEMBLY OF THE COUNCIL OF THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R. ON DECEMBER 20, 1965

Всесоюзное ботаническое общество на разных этапах своей деятельности всегда рассматривало популяризацию ботанических знаний как одну из самых существенных сторон своей работы.

Ныне, несмотря на то что ВБО и его отделения на местах ведут разнообразную и большую пропагандистскую работу, следует вновь привлечь внимание всех членов Общества к усилению их деятельности в этом направлении. Хотя мы и имеем довольно большие успехи в популяризации ботанических знаний у нас в стране, однако в целом это дело недостаточно спланировано и организовано и не поставлено под должный контроль ботанической общественности.

В связи с этим Президиум ВБО решил вынести на обсуждение расширенного Совета Общества, приуроченного к юбилейным торжествам по поводу 250-летия БИНа и 50-летия ВБО, вопрос о современном состоянии и мерах по улучшению популяризации ботанических знаний.

Конечно, на проведенном заседании нельзя было исчерпывающе осветить все аспекты этой проблемы. В круг обсуждаемых вопросов входили: анализ издаваемой центральными и местными издательствами научно-популярной литературы по ботанике, освещение ботанических тем на страницах научно-популярных журналов и в широкой ежедневной печати, состояние методической литературы для учителей и учащихся, анализ наставлений, плакатов и руководств по сбору полезных сырьевых и лекарственных растений, вопросы охраны природы, лекционной и экскурсионной работы, наконец, опыт ведения пропаганды ботанических знаний отделениями ВБО.

Обсуждение происходило под председательством вице-президента ВБО А. И. Толмачева. Вначале была заслушана серия фиксированных выступлений, подготовленных инициативной группой членов ВБО, этой же группой была организована небольшая, но интересная выставка научно-популярной литературы по ботанике. Ниже излагается содержание основных выступлений (в том порядке, как они были заслушаны).

А. М. Семенова-Тян-Шанская проанализировала научно-популярную литературу для юношества и школьников, так как главным образом через эту литературу ботанические знания проникают и в широкие слои населения. В развитии литературы по естествознанию можно наметить несколько этапов. Так, 20-е годы нашего века отличались весьма большой и активной популяризационной деятельностью ученых — биологов Москвы, Ленинграда и других городов, широкой пропагандой основ материалистического понимания окружающей природы, научно-обоснованной атеистической пропагандой, созданием научных юннатских кружков и биологических станций для школьников. Руководителями этих станций и кружков в Москве были: Р. Ф. Натали и Б. В. Всесвятский; в Ленинграде — И. И. Полянский и Б. Е. Райков, привлекавшие к работе и особенно к проведению полевых занятий и экскурсий со школьниками в приходе профессоров Ленинградского университета и Лесотехнической академии. Появились в это время и такие талантливые популяризаторы естествознания для детей, как Н. В. Цигер, В. В. Бианки и др.

В 30-е годы вся эта деятельность резко сократилась. Большинство ученых отошло от популяризации, уменьшилось число юннатских биостанций, резко сократились экскурсии в природу.

Лишь после Великой Отечественной войны, в 1946 г., стал снова проявляться интерес к популяризации научных знаний для детей и юношества. Однако состав авторов оказался иной. Не ученые-специалисты, а педагоги-методисты стали популяризаторами ботанических знаний. Среди них первое место принадлежит Н. М. Верзилину, выпустившему за 20 лет ряд общеизвестных книг большими тиражами и несколькими изданиями. Кое-что в это время было переиздано и из более старых книг (Н. В. Цингер, А. В. Кожевников, И. И. Полянский). Возобновил свою деятельность в конце 40-х годов В. В. Бпанки, скончавшийся в 1956 г.

Но в общем надо признать, что после войны крупные ботаники-специалисты совершенно отошли от популяризации ботанических знаний. Некоторое оживление на этом фронте наблюдалось в начале 50-х годов, когда все издательства начали выпускать многочисленными тиражами популярные книжки и брошюры, посвященные полезным степному лесоразведению. Однако по-настоящему талантливых, интересных книг среди них почти не было. Появился в этот период и новый круг авторов — журналистов, иногда талантливых популяризаторов, специализировавшихся по какому-нибудь определенному разделу науки (Марк Поповский, Михаил Ивин и др.).

В настоящее время положение с популярной литературой по ботанике таково. На первый взгляд выходит в свет довольно много книг, которые можно сгруппировать в несколько разделов: 1) наиболее обширна группа книжек и брошюр, выпускаемых центральными и областными издательствами, написанных неспециалистами и посвященных в основном «богатству русского леса», «дарам русского леса», т. е. сбору ягод, грибов, описанию древесных пород, их полезным свойствам, лесозащитным и т. д.; 2) сборники «Растительность и животный мир», написанные местными краеведами, довольно скучные и не охватившие даже в пределах РСФСР все области; 3) сборники «Полезные и вредные растения», — составленные по единому стандарту книжки, в которых дается описание вредных (ядовитых) и полезных (пищевых и кормовых) растений; часто сведения о растениях переходят из книжки в книжку без достаточного критического анализа и учета местных условий; 4) путеводители и популярные очерки по заповедникам; их очень мало и нет даже для всех заповедников; 5) книжки, посвященные работе школьников и юннатов на пришкольных опытных участках с сельскохозяйственными растениями (кукуруза, горох, бобы и т. д.); 6) несколько очень неудачных хрестоматий и пособий для учителей, выпущенных издательством «Просвещение» («Мир растений» — хрестоматия для учителей Л. И. Имшенецкой, 1964, М.; «Хрестоматия по ботанике для учащихся 6 классов» Е. Н. Алешко, 1960, М.); в обеих этих работах весь материал собран чрезвычайно сумбурно, нет указаний на произведение, откуда он взят; научный уровень этих хрестоматий невысок.

В итоге следует отметить, что основными недостатками всего дела популяризации ботанических знаний являются: 1) отсутствие должного планирования выпускаемых книг; 2) «монополия» некоторых авторов; 3) слабая подготовка большинства авторов, среди которых почти нет крупных ботаников-ученых; 4) ограниченность тематики («Дары русского леса»); 5) отсутствие книг по описанию растительного покрова СССР в целом, о закономерном его распределении, о жизни растительных сообществ и др.; 6) слабая редакторская работа над книгами и 7) почти полное отсутствие книг и пособий по охране природы и пропаганде ценностей растительного мира для различных категорий потребителей — туристов, школьников, учителей, воспитателей, дошкольников и др., а также специальных пособий по работе в природе и ее охране в пионерских лагерях, отрядах, детских садах и т. д.

В заключение А. М. Семенова-Тян-Шанская ознакомила собравшихся с опубликованным пятилетним планом издательства «Просвещение», в котором имеется целый ряд неясных вопросов. Например, нет плана издания и неизвестен состав авторов для предложенного к выпуску 5-томника «Жизнь растений» (1968—1970 гг.). Все это доказывает, по мнению докладчика, что пропаганда ботанических знаний в научно-популярной литературе поставлена сейчас слабо и что ВБО должно обратить на это особое внимание.

А. С. Карпенко рассмотрела шесть научно-популярных и три научно-производственных журнала и пришла к выводу, что ботанический материал в них подается очень неравномерно. Это особенно относится к журналам «Нива», «Наука и жизнь», «Природа». Для целей популяризации необходимо: 1) систематическое и равномерное освещение в научно-популярных журналах на разных уровнях (в зависимости от издания) основных направлений современной ботаники и основных проблем, над которыми сейчас работают советские ученые; 2) по-видимому, для этого лучше всего может служить система заказных статей соответствующим институтам, лабораториям и отдельным ученым, разрабатывающим ту или иную проблему; 3) кроме того, следует самим ботаникам давать для информации в популярном аспекте выводы своих трудов и исследований.

Г. Б. Гортинский проанализировал в своем выступлении популяризацию ботанических знаний в газетах Советского Союза, печатающихся на русском языке. Этот анализ был произведен по материалам Бюро газетных и журнальных вырезок за 1964 и 1965 гг. Оказалось, что из 170 учтенных газет, 86 содержали заметки и статьи на ботанические темы. На первом месте в этом отношении стоят «Комсомольская правда» и «Неделя». Сравнительно много статей ботанического содержания имеется в местных газетах крупных городов. Это большей частью хроникальные сообщения о декоративных растениях, ботанических садах, о чудесах растительного мира и лишь 8% заметок посвящено ботаническим работам ученых. Очень слабо освещаются задачи и тематика современной ботаники.

Л. А. Кузнецов остановился на значении экскурсий в природу для пропаганды ботанических знаний и правильного воспитания учащихся средних и высших учебных заведений. Зародившись в начале XX в. в Петербурге, экскурсионное дело в России встретило горячий отклик среди наиболее прогрессивных деятелей науки и молодежи того времени. Особенно ярко это движение развернулось после Великой Октябрьской революции, когда к экскурсионному делу привлекались наиболее крупные ученые Москвы и Ленинграда. 30-е годы явились началом резкого спада экскурсионных методов работы в начальной и средней школе, а также среди взрослого населения. Сейчас это положение, к сожалению, осталось таким же. Так, в Москве лишь 15% учителей проводят по одной осенней экскурсии в природу для учеников 5—6 классов, а в Ленинграде не более 2%. На биологической олимпиаде прошлого учебного года в Ленинграде выяснилось, что подавляющее большинство ее участников ни разу не были на экскурсиях в природу.

Совершенно не используются для проведения ботанических экскурсий пионерские лагеря, и это сказывается на подготовке учащихся и их самостоятельных работах (сбор коллекций, гербаризация и т. д.). Одной из серьезных причин такого положения является недостаток литературы и руководств по проведению экскурсий, сбору гербария, популярных местных определителей растений и т. д.

Особенно печально обстоит дело со школьными определителями растений (последние издания определителей: М. И. Нейштадт — 1957 г., А. А. Быстрова и Ю. К. Круберг — 1959 г.). Совершенно нет определителей по спорным растениям (грибы, водоросли, лишайники и мхи). «Флора средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского трудна для определения растений начинающим, тираж ее недостаточный, а интервалы между изданиями составляют 11—14 лет.

Г. И. Родиоенко затронул важный вопрос об охране ботанических объектов. Он призвал ВБО наладить деловой контакт с Обществом охраны природы, использовать для охраны ценных видов флоры общественную инспекцию и зеленый патруль, которыми располагают районные, областные и краевые отделения Обществ охраны природы. Чтобы осуществить последнее, нужны не только пожелания, но и конкретные перечни растений, подлежащих охране, а также их рисунки и гербарий. Для выполнения этого нужно создать при Совете ВБО инициативную группу из ботаников-флористов; нужно, чтобы «Ботанический журнал» также активизировал работу по охране флоры и растительности.

Об охране природы и о привлечении к этой проблеме ботанической общественности говорили в своих выступлениях от украинских ботаников Н. П. Белокопы и М. П. Котов, призывавшие также к составлению списков растений, подлежащих охране, и об утверждении его в законодательном порядке; недопустимо подменять охрану растений озеленением населенных пунктов.

М. С. Киреева обратила внимание на охрану растительности водоемов, особенно лотоса на Дальнем Востоке; как альголог она указала на необходимость создания популярной литературы по водорослям.

Наиболее интересными по вопросам охраны природы были выступления К. Эрингиса (Литва) и Г. С. Сабардиной (Латвия), рассказавших о большой и интересной работе в этом направлении, ведущейся ботаниками прибалтийских республик. Наиболее серьезно проблема охраны природы поставлена в Литве, где имеются, помимо добровольного общества, Государственный комитет охраны природы. Пропаганда идей охраны природы проводится этим Комитетом совместно с общественностью через ряд журналов, радио, телевидение и массовые мероприятия (месяц посадки деревьев, неделя садоводства, десятидневка по уходу за кладбищами, день птиц, подкормка зимой птиц и зверей, подкормка птиц во время перелетов и т. д.). Организуются, кроме того, выставки, проводятся конкурсы. Руками школьников проводятся массовые кольцевания птиц, устройство гнездовий, скворечников, кормушек и т. д. Все эти мероприятия контролируются Государственным Комитетом и Обществом по охране природы. Но тем не менее необходимы по этой проблеме мероприятия всеобщего значения, например создание специального журнала по охране природы. В Латвии дело с пропагандой идей охраны природы обстоит несколько хуже, хотя там уже создан специальный Комитет по охране природы при Совете Министров Латвийской ССР. Что касается популяризации ботанических знаний, то латвийские товарищи ведут в этом направлении большую работу, выпуская книги, брошюры, статьи. Особенно много публикуется таких пособий в помощь школе на латвийском языке. Однако Г. С. Сабардина считает, что необходимо организовать научно-популярный журнал на русском языке, посвященный охране природы, для широких кругов населения, так как журнал «Природа», выпускаемый Академией наук СССР, скорее следует считать научно-популярным журналом только для научных работников. О значении рационального использования природы и ее охране в связи с популяризацией говорил также Л. Н. Соболев, предложивший использовать для популяризации отрывные и настенные календари и рассказавший о работе московских ботаников. Он призвал собравшихся не ограничиваться только охраной растительных объектов, а обратить внимание на рациональное использование всей природы — «природопользование».

О популяризаторской работе и пропаганде идей охраны природы в Чувашии рассказал в своем выступлении А. К. Ефейкин, обративший внимание на создание региональных определителей и национально-русских ботанических словарей по примеру тех национальных словарей, которые создаются в Чувашии.

Опытом популяризации ботаники в Эстонии поделился В. В. Мазинг, проделавший интересный анализ форм, по которым идет проникновение научных знаний в ши-

рокие слои населения. В результате специально организованного опроса оказалось, что на первом месте в Эстонии стоит радио, затем в убывающем порядке — газеты, телевидение, журналы, школа, педагоги, и только на седьмом месте — научно-популярные книги. Этот анализ показывает, по мнению выступавшего, пути и формы, которые необходимо учитывать для того, чтобы знания быстрее и лучше проникали в массы. Опыт популяризации естественных наук в научно-популярном журнале «Природа Эстонии» говорит о широком влиянии этого журнала. В буржуазной Эстонии он выходил тиражом 500—600 экземпляров, а в 1966 г. его тираж равняется 20 000. Это значит, что 2% жителей республики выписывает этот журнал. Чтобы достичь таких же результатов во всесоюзном масштабе, нужно увеличить тиражи таких журналов, как «Природа» или «Юный натуралист» до 2 000 000; интересно отметить, что по продаже книг и журналов Эстония стоит на первом месте в Советском Союзе. Популяризации указанного журнала способствуют систематический подбор статей редакцией журнала и наличие большого коллектива авторов (600 чел., не считая эпизодически привлекаемых краеведов). Особенный интерес вызывают тематические сборники, посвященные определенному району. Из всех наук наибольшей популярностью у читателей сборников пользуется зоология (очерки и статьи из жизни птиц и животных), затем ботаника, астрономия и география. Хуже обстоит дело с популяризацией химии и физиологии. Этот анализ показывает, что вопросы популяризации — это не только вопросы книжной торговли, это прежде всего широкая проблема развития культуры. Для того чтобы говорить о направленном и целеустремленном повышении уровня научных знаний в широких массах, надо изучать вопросы распространения этих знаний, выяснить наилучшие формы популяризации и т. д.

И. В. Грушвицкий и В. С. Солодовникова рассказали о работе лекторской группы Ботанического института АН СССР по линии общества «Знание» и о большой экскурсионной работе, проводимой БИНОм в его оранжереях.

Н. А. Аврорин сообщил об организации подготовительных работ по созданию нового капитального справочника по деревьям и кустарникам СССР и обратился ко всем присутствующим с просьбой присылать сведения об их местопроизрастании.

А. И. Шретер, Г. Э. Шульц и Н. С. Камышев внесли ряд предложений по улучшению пропаганды ботанических знаний с привлечением общественности. Из них основными являются: организация квалифицированного редактирования и общественного рецензирования подготовляемых к печати и выходящих в свет книг; создание единого перспективного плана изданий ботанической популярной литературы; переиздание избранных произведений отечественных ботаников и лучших научно-популярных книг по ботанике; составление и издание региональных определителей по систематическим и экологическим группам растений с обращением особого внимания на составление определителей растений для средних школ; публикация региональных научно-популярных брошюр по различным типам растительности (о лесах, лугах, тундрах) и об отдельных растениях сорняках, полезных и вредных грибах, медоносах, лекарственных и кормовых растений и т. д.).

Необходимо также создание специальной популярной фенологической литературы для педагогов, юннатов, краеведов, наблюдателей-фенологов и т. д.; издание ботанической энциклопедии и, наконец, совершенно необходимо закончить публикацию словаря «Ботаники СССР». Надлежит давать также освещение знаменательных дат и событий, имеющих отношение к ботанике в газетах, научно-популярных и художественных журналах, публиковать информации о новейших достижениях ботаники для учителей средних школ, агрономов и других групп населения, чаще организовывать лекции, доклады, радио- и телепередачи; особо важное значение имеет организация экскурсий для учащихся, учителей, агрономов, рабочих и других групп населения в места, достопримечательные по своей флоре и растительности. Необходимо создание ботанических кинофильмов для средней и высшей школы, а также фильмов для широких слоев населения по всем разделам ботаники. Представляется полезным практиковать поощрение пропаганды ботанических знаний, например, путем награждения почетными дипломами Всесоюзного ботанического общества лучших популярных работ по ботанике. Желательна организация при ВБО специальной секции по распространению ботанических знаний.

Совет Всесоюзного ботанического общества рекомендовал местным отделениям специально обсудить вопросы популяризации ботанических знаний и наметить соответствующие конкретные мероприятия.

Признано необходимым, чтобы ВБО и его отделения вошли в более тесный контакт с центральными и местными издательствами и приняли участие в просмотрах перспективных планов изданий научно-популярной литературы по ботанике, в рецензировании представляемых к печати работ.

Следует шире привлечь высококвалифицированные кадры ботаников к созданию научно-популярных работ и к более активному участию в периодической печати. Президиуму ВБО предложено организовать при центральной организации Общества специальную секцию по пропаганде ботанических знаний.

А. М. Семенова-Тян-Шанская и А. А. Юнатов.

Всесоюзное ботаническое общество,
Ленинград.

(Получено 6 VII 1966).

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

	Page
P. N. Ovchinnikov. The unity of Botanical Science and the problem of botanic gardens	1373
N. S. Kamyshev. The principles of the establishment, designation and discrimination (in nature) of plant associations	1391
V. N. Andreyev. Specific features of the zonal distribution of the superterranean mass of vegetation in the northern regions of East Europe. (5 text-figures)	1401
Z. V. Karamysheva and E. I. Rachkovskaya. On the phytogeographical regions in the steppe part of the Central Kazakhstan «Melkosopochnik» (Hill-plain) (Preliminary results)	1412
V. N. Siplivinsky. Analysis of the flora of the high-mountain belt of Barguzinsky mountain range	1424
Z. T. Artiushenko. A critical review of the genus <i>Galanthus</i> L. (5 textfigures)	1437
A. E. Bohrov. The spore morphology of <i>Osmundaceae</i> . (1 textfigure, 4 plates)	1452
T. B. Batygina. The process of fertilization in cases of remote hybridization in the genus <i>Triticum</i> L. (18 textfigures, 2 plates)	1461
REPORTS	
P. I. Dorofeyev. The Miocene flora from the environs of the village Yurovskoye on Irtysh. (2 textfigures, 2 plates). (1480). — A. N. Tretiakova. Characteristic morphological features of the strains of some <i>Cyanophyta</i> isolated from different soils of the U.S.S.R. (1489). — S. J. Lipschitz. A contribution to the knowledge of the genus <i>Saussurea</i> L. 2. (1494). — O. A. Sviazeva. The geography of the genus <i>Spiraea</i> L. in the U.S.S.R. (3 textfigures). (1500). — G. B. Rodionova. On the embryogenesis of <i>Lunaria annua</i> L. (2 textfigures). (1506). — P. G. Zhukova. Chromosome numbers in some species of plants of the North-Eastern part of the U.S.S.R. (1511). — I. S. Malkina. On the variation of the light-intensity — photosynthetic rate curves in <i>Carex pilosa</i> L. (3 textfigures). (1516). — M. P. Petrov. The productivity of some shrubs of the South-Eastern part of Kara-Kumy Desert. (1519). — K. A. Kott. Some new facts relating to the biology of the weed cornflower <i>Centaurea phrygia</i> L. (1521).	1523
REVIEWS	
V. P. Botschantzev, V. I. Grubov and S. J. Lipschitz. <i>M. G. Popov</i> and V. V. Busik. A synopsis of the flora of the Baikal Lake shores. 1966. (1523). — E. M. Lavrenko. <i>J. Eilart</i> , <i>A. Oige</i> . Vijdumiagi, a reservation of rare plants. 1965. (1526). — L. A. Kuprianova. <i>G. O. W. Kremp</i> . Morphologic Encyclopedia of Palynology. An international collection of definitions and illustrations of spores and pollen. 1965. (1527). — F. H. Bakhteyev. <i>Savvalas ziedi</i> . <i>M. Kundzina</i> foto, <i>E. Vimbis</i> texts. 1965. (Wild flowering plants. Photos by M. Kundzin, text by E. Vimba. 1965). (1528).	1529
AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.	
A. M. Semenova-Tian-Shanskaya and A. A. Yunatov. A discussion on the problem of popularization of botanical knowledge at the broadened assembly of the Council of the Botanical Society of the U.S.S.R. held on December 20, 1965. (1529).	

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
П. Н. Овчинников. Единство ботанической науки и проблема ботанических садов	1373
Н. С. Камышев. Принципы установления, наименования и выделения в природе растительных ассоциаций	1391
В. Н. Андреев. Особенности зонального распределения наземной фитомассы на Восточноевропейском Севере. (С 5 рис.)	1401
З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская. О ботанико-географическом районировании степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. (С 2 рис.)	1412
В. Н. Сипилинский. Флористический анализ высокогорий Баргузинского хребта	1424
З. Т. Артюшенко. Критический обзор рода <i>Galanthus</i> L. (С 5 рис.)	1437
А. Е. Бобров. Морфология спор семейства <i>Osmundaceae</i> . (С 4 табл. рис.)	1452
Т. Б. Батыгина. Процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации в роде <i>Triticum</i> L. (С 18 рис. и 2 табл. рис.)	1461
СООБЩЕНИЯ	1480
П. И. Дорофеев. Миоценовая флора из окрестностей с. Юровского на Иртыше. (С 2 рис. и 2 табл. рис.). (1480). — А. Н. Третьякова. Морфологические особенности штаммов некоторых синезеленых водорослей, выделенных из разных почв СССР. (1489). — С. Ю. Лишниц. К познанию рода <i>Saussurea</i> L. 2. (1494). — О. А. Связева. География рода <i>Spiraea</i> L. в СССР. (С 3 рис.). (1500). — Г. Б. Родионова. Относительно эмбриогенеза <i>Lunaria annua</i> L. (С 2 рис.). (1506). — П. Г. Жукова. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. (1511). — И. С. Малкина. Об изменчивости световых кривых фотосинтеза <i>Carex pilosa</i> L. (С 3 рис.). (1516). — М. П. Петров. Продуктивность некоторых кустарников юго-восточных Кара-Кумов. (1519). — К. А. Котт. Новое в биологии сорного василька <i>Centaurea phrygia</i> L. (1521).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	1523
В. П. Бочанцев, В. И. Грубов и С. Ю. Лишниц. М. Г. Попов и В. В. Бусик. Конспект флоры побережий озера Байкал. 1966. (1523). — Е. М. Лавренко. Я. Эйларт, А. Бйге. Вийдумяги — заповедник редких растений. 1965. (1526). — Л. А. Куприянова. Г. О. В. Кремль. Морфологическая энциклопедия палинологии. Всемирная сводка определений и иллюстраций спор и пыльцы. 1965. (1527). — Ф. Х. Бахтеев. М. Кундзинь и Э. Вимба. Дикорастущие цветы. 1965. (1528).	
ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ	1529
А. М. Семенова-Тян-Шанская и А. А. Юнатов. Обсуждение вопроса о популяризации ботанических знаний на расширенном заседании Совета ВБО 20 декабря 1965 г. (1529).	